

UNIVERSITÉ DE DIJON
Année scolaire 1945-1946

FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CLAUDE ARNAL

Assistant de Botanique à la Faculté des Sciences de Dijon
Chargé des Cours et Travaux pratiques de Botanique
à l'École de Médecine et de Pharmacie de Dijon

1^{re} THÈSE

Recherches Morphologiques et Physiologiques sur la Fleur des Violacées

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté

soutenues le 22 décembre 1945, devant la Commission d'examen

MM. P. BUGNON,	<i>Président</i>
J.-R. DENIS,	} <i>Examineurs</i>
R. CIRY,	

DIJON

IMPRIMERIE VEUVE PAUL BERTHIER
12, Rue Berbissey

—
1945

UNIVERSITÉ DE DIJON
Année scolaire 1945-1946

FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

CLAUDE ARNAL

Assistant de Botanique à la Faculté des Sciences de Dijon
Chargé des Cours et Travaux pratiques de Botanique
à l'École de Médecine et de Pharmacie de Dijon

1^{re} THÈSE

Recherches Morphologiques et Physiologiques sur la Fleur des Violacées

2^e THÈSE

Propositions données par la Faculté

soutenues le 22 décembre 1945, devant la Commission d'examen

MM. P. BUGNON,	<i>Président</i>
J.-R. DENIS,	} <i>Examineurs</i>
R. CIRY,	

DIJON

IMPRIMERIE VEUVE PAUL BERTHIER
12, Rue Berbisey

—
1945

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE DIJON

ADMINISTRATION

MM. BUGNON, doyen.
LAGRANGE, assesseur.
VIAN, secrétaire des Facultés.

DOYENS HONORAIRES

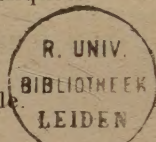
MM. BATAILLON, RECOURA.

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. METZNER, TOPSENT, VOISENET.

PROFESSEURS TITULAIRES D'UNE CHAIRE

MM. LAGRANGE, Calcul différentiel et intégral.
GEVREY, Mécanique rationnelle et appliquée.
BOUTARIC, Physique générale.
LOMBARD, Chimie générale.
MEYER, Chimie appliquée.
DENIS, Zoologie et physiologie animale.
BUGNON, Botanique.
CIRY, Géologie, géographie physique et minéralogie.



PROFESSEURS TITULAIRES A TITRE PERSONNEL

MM. SIMON, Physique.
DÉCOMBE, Chimie.

CHEFS DE TRAVAUX

MM. BELLET, Maître de conférences adjoint, Chimie.
DOLADILHE, Maître de conférences adjoint, Physique.

ASSISTANTS

MM. AMIOT, Docteur ès sciences, Physique; chargé d'un cours complémentaire.
BOUCHARD, Docteur ès sciences, Physique; chargé d'un cours complémentaire de physique industrielle.
M^{me} GUYARD, Chimie générale.
M^{lle} MATHEY, Chimie appliquée.
MM. CHAUDONNET, Zoologie; chargé d'un cours complémentaire de biologie animale.
ARNAL, Botanique.
TINTANT, Géologie; chargé d'un cours complémentaire de minéralogie.

CHARGÉS DE COURS COMPLÉMENTAIRES

MM. DURRANDE, Agrégé de l'Université, Mathématiques générales.
BOUYER, Agrégé de l'Université, Biologie animale.
TUOT, Docteur ès sciences, Chimie.

Avant de présenter ce travail, nous tenons à exprimer la très profonde gratitude que nous éprouvons pour notre Maître, M. le Doyen BUGNON, Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Dijon, qui a dirigé nos débuts en Botanique et qui, en nous appelant par la suite à devenir son collaborateur, nous permit ainsi de poursuivre ces recherches dans l'atmosphère de précision et de rigueur scientifique qu'il sait faire régner autour de lui. La bienveillante attention et les justes critiques, par lesquelles notre Maître guida toutes les phases de notre formation scientifique, ont laissé en nous une empreinte indélébile, qui nous a permis d'étayer solidement, sur les seuls faits observés, chacune des conclusions de notre travail. Il nous est tout particulièrement agréable de pouvoir lui exprimer ici notre très profonde reconnaissance et notre fidèle attachement.

Nous avons aussi contracté une dette de reconnaissance envers M. CHEVALIER, Membre de l'Institut, Professeur d'Agronomie coloniale au Museum national d'Histoire naturelle de Paris, qui a bien voulu nous confier quelques-uns des précieux échantillons de Violacées exotiques de ses collections, et nous apporter l'appui de sa haute autorité lors de la publication des premiers résultats de nos recherches. Qu'il veuille bien trouver ici l'assurance de notre très respectueuse gratitude.

Nous ne saurions oublier l'accueil que nous réserva M. LÉANDRI, sous-directeur du Laboratoire de Phanérogamie du Museum national d'Histoire naturelle de Paris, qui consacra de longs moments à choisir avec nous le plus grand nombre des échantillons d'herbier que nous avons étudiés. Nous le prions d'en accepter nos plus vifs remerciements.

Que M. GENTY, Directeur du Jardin botanique de la Ville de Dijon, trouve ici l'expression de nos sentiments très recon-

naissants pour les facilités qu'il nous accorda de puiser dans ses belles collections vivantes et ses herbiers.

Nous avons un particulièrement grand plaisir à rendre hommage à M. CIRY, Professeur de Géologie à la Faculté des Sciences de Dijon, dont la précieuse amitié et les judicieux conseils furent toujours pour nous d'un grand appui, et à M. DENIS, Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Dijon, pour le bienveillant intérêt qu'il nous a toujours témoigné en toutes circonstances. Ce fut pour nous un grand honneur que de soumettre ce travail à leur jugement.

Nous adressons également nos sentiments de reconnaissance à tous ceux qui nous ont conseillé, de près ou de loin, aux différentes étapes de nos études: M. PELLEGRIN, alors sous-directeur du Laboratoire de Phanérogamie, et M. GUILLAUMIN, Professeur de Culture au Museum national d'Histoire naturelle de Paris, qui nous ont fourni de précieux renseignements, M. HAGÈNE, Professeur de Botanique à la Faculté des Sciences de Besançon, qui contribua à guider nos premiers pas dans l'anatomie végétale, M. DOP, Doyen de la Faculté des Sciences de Toulouse, Professeur de Botanique, dont le bienveillant accueil a été pour nous un précieux réconfort aux heures sombres de 1940.

Nous remercions enfin MM. MANGUIN, Chef des Serres du Museum national d'Histoire naturelle de Paris; ROUILLER, Chef des Serres de la Ville de Dijon, et HEURTEFEU, Jardinier-chef du Jardin botanique de la Ville de Dijon, pour les échantillons vivants qu'ils ont bien voulu nous préparer ou nous communiquer.

INTRODUCTION

L'interprétation de la fleur des Angiospermes est un problème qui a suscité de très nombreuses controverses et qui, à l'heure actuelle, est encore loin d'avoir reçu une solution définitive. Il suffit de lire quelques-uns des innombrables volumes, articles ou notes traitant de cette question pour constater que les méthodes de discussion employées par les différents auteurs sont extrêmement variées. Les uns s'appuient sur la morphologie ou sur l'anatomie comparées, d'autres font appel à la paléobotanique; certains établissent leurs démonstrations sur l'étude du développement, certains autres sur l'observation des fleurs anormales. Mais la plupart d'entre eux étudie le plus grand nombre de fleurs possible en se plaçant au seul point de vue de leur spécialité (morphologie, anatomie, ontogénie, tératologie, etc.) pour aboutir à des conclusions très générales; plus rares sont ceux qui emploient plusieurs moyens d'investigation à l'étude monographique d'une seule espèce ou d'un groupe plus ou moins restreint d'espèces pour aboutir à des conclusions plus précises, mais plus limitées.

Avant d'aborder nous-mêmes ce problème, il était donc indispensable de choisir, après une étude critique des méthodes employées par nos prédécesseurs, celle qui nous semblait susceptible de nous donner les meilleurs résultats. Cette étude critique forme le premier chapitre de notre travail. Elle nous a amené à choisir comme méthode de recherches celle qui consiste à étudier seulement un petit groupe de fleurs assez étroitement apparentées en appliquant à ce groupe le plus grand nombre possible d'argumentations différentes.

Le groupe que nous avons choisi d'étudier est celui des Violacées, et cela parce que le travail avait déjà été ébauché par notre Maître, M. le Professeur BUGNON, dans trois notes à l'Aca-

démie des Sciences qui ouvraient des aperçus tout à fait nouveaux sur les homologues foliaires des préfeuilles, des bractées et des pièces florales chez *Viola odorata*. Il était nécessaire cependant d'élargir le champ de nos investigations en faisant appel, non pas seulement à *Viola odorata*, mais à d'autres formes voisines afin de déterminer les caractères spécifiquement propres à cette espèce et ceux qui avaient une valeur plus générale, et c'est pourquoi nous avons choisi comme limites à notre étude celles même de la famille des Violacées.

**

Notre travail est divisé en trois parties d'importance inégale.

Dans une première partie historique, nous avons essayé tout d'abord de faire une mise au point du problème de la fleur en général, puis nous avons résumé les connaissances actuelles sur la fleur des Violacées en particulier.

Dans la deuxième partie, la plus étendue, nous avons exposé le résultat de nos recherches personnelles sur la fleur des Violacées. Cette partie est elle-même divisée en cinq chapitres.

Le premier chapitre est une étude morphologique et anatomique comparée de la fleur dans l'ensemble de la famille des Violacées. Tous les genres de la famille sauf *Viola* étant exotiques, cette étude a été faite presque uniquement sur du matériel d'herbier.

Les chapitres suivants, au contraire, nécessitant l'observation d'un grand nombre de plantes fraîches et entières, ont été obligatoirement restreints aux seules espèces indigènes du genre *Viola*.

Le deuxième chapitre est consacré à l'étude morphologique et anatomique du développement de la fleur des *Viola*.

Dans le troisième chapitre, nous avons cherché à établir des comparaisons entre les différentes parties de l'appareil végétatif et celles de la fleur, en envisageant surtout les comparaisons morphologiques et anatomiques des organes adultes, mais aussi le développement de la feuille comparé à celui des pièces florales.

Dans le quatrième chapitre, ce sont les formes tératologiques que nous étudions, à la fois d'après nos observations personnelles et d'après les cas décrits dans la bibliographie.

Le dernier chapitre de cette partie est consacré à des recherches physiologiques expérimentales sur le développement de la fleur. Ces expériences ont pour but de chercher à déterminer l'influence des différentes parties de la fleur sur le déve-

loppement de l'ensemble, et cela en pratiquant des ablations dans diverses régions de très jeunes boutons floraux et en suivant ensuite la marche du développement des boutons ainsi opérés.

Enfin, dans la troisième et dernière partie de notre travail, nous exposons les résultats généraux de l'ensemble de ces recherches en nous efforçant de tirer des conclusions qui soient fondées simultanément sur les différents modes d'études dont nous avons usé au cours de la deuxième partie.

PREMIÈRE PARTIE

Historique

CHAPITRE PREMIER

Le problème de la fleur

Les traités classiques de Botanique enseignent, en général, au chapitre de la fleur, que celle-ci résulte de la transformation d'une pousse feuillée dont les feuilles sont adaptées spécialement à la fonction reproductrice. Cette interprétation de la fleur, dont GÛETHE fut un des principaux protagonistes, a, depuis lors, été étayée par de nombreux arguments d'ordres divers et les publications interprétant l'infinie variété des formes des fleurs dans le langage de la métamorphose forment une bibliographie extrêmement vaste.

Cependant, très tôt, cette conception de la fleur se heurta à des difficultés pour l'interprétation de certaines structures florales telles que le placenta central ou l'ovaire infère; et nombreuses sont alors les discussions sur le rôle relatif de la feuille et de l'axe dans la constitution de la fleur. Le placenta central des Primulacées est-il de nature axile? est-il de nature foliaire? La paroi d'un ovaire infère est-elle due à la confluence des bases foliaires ou à l'invagination d'un axe? Autant de questions auxquelles chacun apporte une réponse qu'il croit définitive, mais à laquelle succède bientôt une autre réponse non moins définitive et parfaitement contradictoire.

Mais à partir de la fin du siècle dernier, deux argumentations commencent à se faire jour, qui arrivent toutes deux, par des voies différentes, à la conclusion que ces discussions sont stériles. La première de ces argumentations résulte du déve-

loppement des recherches sur la structure de l'appareil végétatif des Angiospermes. De nombreux auteurs sont arrivés en effet à cette conclusion que, chez les plantes vasculaires, tige et feuille ne sont pas deux organes essentiellement différents, mais seulement deux régions particulières d'un même organe fondamental qui pour les uns est la tige et pour les autres la feuille. En appliquant cette conclusion à la fleur, il est alors bien évident que la question « est-ce une tige? est-ce une feuille? » n'a plus aucun sens puisque tout n'est que tige... ou tout n'est que feuille. La deuxième argumentation se base surtout sur les différences qui existent entre fleur et pousse feuillée et non pas, comme toutes les hypothèses précédentes, sur les analogies entre ces deux formations; elle aboutit alors à la conclusion que ce sont là deux parties essentiellement différentes de la plante et sans aucune analogie possible. Il serait alors vain de rechercher des homologues entre fleur et pousse feuillée.

Tel est, brièvement résumé, l'état actuel de nos connaissances sur la fleur en général.

Nous n'avons pas la prétention de faire ici un exposé bibliographique complet de l'infinité des notes et mémoires sur la fleur, mais nous voudrions essayer, avant de présenter nos observations personnelles sur la question, d'exposer les principaux arguments qui servent de base aux différentes conceptions que nous venons de citer. Nous examinerons tout d'abord la théorie classique et la valeur des arguments qui l'étaient. Puis nous envisagerons rapidement les divergences de vue qui se sont fait jour parmi les partisans de cette théorie, et spécialement celles qui concernent la nature du gynécée, la partie de la fleur la plus discutée. Nous étudierons enfin la valeur des arguments des deux dernières hypothèses qui prétendent résoudre définitivement ce problème.

§ 1. — La théorie classique

Dans sa simplicité primitive et son attrayante généralité, la théorie classique énonce que la fleur résulte de la transformation d'une pousse feuillée; le réceptacle en représente la partie axile, les pièces florales en sont les appendices foliaires; le gynécée, en particulier, est formé par des feuilles spéciales, les carpelles, qui portent les ovules sur leurs bords épaissis constituant les placentas. Les diverses formes florales résul-

tent simplement de variations dans la forme et la taille relative des différentes parties et dans leur soudure entre elles.

On peut ranger sous cinq rubriques les nombreux arguments qui étayent cette théorie :

- Arguments morphologiques;
- Arguments anatomiques;
- Arguments ontogéniques;
- Arguments phylogéniques;
- Arguments tératologiques.

I. — Arguments morphologiques

Ce sont les premiers qui amenèrent la création de cette conception classique; les seuls qui, appuyés par les arguments tératologiques, furent utilisés à l'origine, en particulier par GÆTHER. En observant, par exemple, une inflorescence d'*Helleborus fœtidus* ou de *Pæonia albiflora* (DUCHARTRE), il est facile de constater tout le long de la tige le passage progressif de la feuille végétative, à limbe et pétiole bien développés, aux bractées, où la gaine s'hypertrophie pendant que le limbe et le pétiole se réduisent de plus en plus, pour arriver finalement au sépale constitué apparemment par la seule gaine de la feuille. Dans d'autres fleurs, *Magnolia grandiflora*, *Camellia japonica*, *Chimonanthus fragrans*, il est aisé d'observer de même le passage du sépale au pétale, celui-ci ne différant du premier que par la coloration. La fleur de *Nymphaea* fournit l'exemple classique de la transformation du pétale en étamine. Pour le carpelle, on n'observe pas, dans les fleurs normales, le passage de l'étamine au carpelle; aussi les arguments purement morphologiques sur la valeur foliaire du carpelle sont-ils beaucoup plus faibles et remplacés le plus souvent par une argumentation de logique formelle: une étamine est une feuille, un carpelle qui n'en diffère que par le sexe, ne peut donc être lui aussi qu'une feuille. La principale démonstration morphologique de la nature du carpelle considère que la forme la plus primitive de celui-ci est le follicule. Un follicule ouvert d'*Helleborus* a une forme assez analogue à un sépale de la même fleur; donc le carpelle n'est autre chose qu'une feuille repliée sur elle-même jusqu'à ce que ses bords viennent en contact. Cette structure expliquerait facilement la déhiscence de ce fruit par simple écartement des marges foliaires. C'est à partir du follicule que l'on fait ensuite dériver tous les

autres types de carpelles et on interprète les divers types de gynécée en faisant intervenir la soudure, la concrescence, l'hypertrophie ou l'atrophie de certaines régions. Mais sur ce dernier point, la théorie classique s'émiette en une multitude de conceptions différentes que nous verrons plus loin.

Cette argumentation morphologique, entrevue par JUNG (1678), WOLFF (1759), LINNÉ (1763), mais complètement établie principalement par GÖTTE (1790) et de CANDOLLE (1827) a été reprise ensuite par de nombreux auteurs sans grandes modifications: DUCHARTRE (1844), LE MAOUT et DECAISNE (1868), SACHS (1874), EICHLER (1875-1878), VAN TIEGHEM (1891), etc. De nos jours, certains auteurs s'appuient encore presque uniquement sur la morphologie pour soutenir la thèse classique: AGNÈS ARBER (1931-1937), EMBERGER (1931).

Si les arguments morphologiques ont une valeur certaine pour les pièces florales externes: calice et corolle, il faut bien reconnaître que leur valeur devient déjà beaucoup plus faible pour les étamines où on ne peut guère citer que le cas des *Nymphaea*, celui des fleurs doubles relevant en effet de la tératologie plutôt que de la morphologie pure. Leur faiblesse est encore plus grande pour le carpelle, l'analogie de forme entre un seul type de carpelle à un moment spécial de son développement (le follicule ouvert) et une feuille même modifiée comme un sépale, étant encore très lointaine. L'argument de la déhiscence lui-même se soutiendra difficilement, car en l'appliquant à d'autres types de fruits on arriverait à des conclusions inadmissibles pour la pyxide de l'*Anagallis* et la capsule poricide des *Campanula*, par exemple, ou discutables dans le cas de la gousse des Légumineuses si voisine pourtant morphologiquement du follicule.

II. — Arguments anatomiques

La simple étude des formes se révélant insuffisante, en particulier pour le gynécée, à fonder sérieusement la théorie classique, on fut bientôt amené à une observation plus poussée de la structure intime des organes floraux: de leur anatomie. C'est à VAN TIEGHEM (1868-1871 et 1891) que l'on doit les premières recherches étendues sur l'anatomie de la fleur et son application à la théorie classique.

L'argumentation anatomique de VAN TIEGHEM est basée essentiellement sur la structure et le trajet des faisceaux libéro-ligneux. La structure d'un faisceau de feuille est typique-

ment bifaciale avec le bois tourné vers la face ventrale, le liber vers la face dorsale. Or, dans les sépales, pétales et étamines, on retrouve une telle structure et une telle orientation de l'appareil vasculaire. Il en est de même de la nervure médiane des carpelles, quant aux nervures placentaires, leur orientation, au moins dans les gynécées à placentation axiale, est inverse de ce qu'elle serait dans une tige (liber au centre, bois à l'extérieur) ce qui peut s'expliquer par l'enroulement de la feuille carpellaire dont les bords forment les placentas. Mais de fait, la structure n'est pas toujours aussi simple. On observe par exemple souvent dans les faisceaux floraux une structure concentrique (bois au centre du faisceau, liber tout autour) qui rend donc impossible l'étude d'une orientation quelconque comme l'ont noté par exemple GRELOT (1898) et VIDAL (1900) on rencontre même parfois des faisceaux placentaires à orientation normale (bois au centre, liber à l'extérieur) (GRELOT).

Le trajet des faisceaux fournit une autre argumentation à VAN TIEGHEM. Pour lui, le véritable niveau d'insertion de la feuille est le point où la trace foliaire se sépare du cylindre central de la tige; tout ce qui est au-dessus de ce point appartient à la feuille même si la partie libre de celle-ci ne se trouve que beaucoup plus haut. Il doit en être de même dans la fleur, et en particulier dans le cas de l'ovaire infère, on doit pouvoir observer les faisceaux carpellaires indépendants jusqu'à leur insertion vraie dans le pédoncule floral. C'est parfois exact, mais dans bien des cas, les traces carpellaires se réunissent aux autres traces florales avant le pédoncule et pour expliquer cette disposition, VAN TIEGHEM fait alors intervenir la notion de « concrescence congénitale », c'est-à-dire de soudure de deux pièces florales dès l'apparition de leurs primordiums qui ne sont alors jamais indépendants. En ajoutant à la théorie classique l'hypothèse de la concrescence congénitale, VAN TIEGHEM parvient à expliquer toutes les structures florales.

Nous verrons cependant que des auteurs récents (SAUNDERS), qui n'admettent pas la théorie classique tirent, de cette même observation de l'insertion des faisceaux des pièces florales, des conclusions souvent opposées à celles de VAN TIEGHEM.

Mais d'autres auteurs, au lieu d'étudier surtout le trajet des faisceaux au niveau de l'insertion des pièces florales, ont porté leur attention sur la nervation de la partie libre de celles-ci. C'est essentiellement sur cette étude que s'appuie GLÜCK (1919) pour rechercher les homologues des différentes régions de la feuille végétative avec celles des sépales, pétales et éta-

mines. En comparant ainsi la nervation des feuilles végétatives et celle des pièces florales, il s'efforce de déterminer le rôle de chacune des parties de la feuille dans la constitution des pièces florales; il distingue finalement plusieurs types de structure selon l'importance relative du limbe, des stipules, de la gaine, de la ligule, etc., importance qui varierait d'une famille à l'autre. EAMES (1931) applique le même mode de discussion au carpelle. Pour démontrer que le carpelle est une feuille, il recherche d'abord quelle est la nervation primitive de la feuille des Angiospermes. Cette nervation serait formée par trois faisceaux insérés au même point (SINNOTT, 1913). Il démontre ensuite que, dans un carpelle, la nervation primitive est identique. De plus, les pièces florales s'insèrent typiquement sur le réceptacle de la même façon que la feuille primitive sur son axe. Suivant la même voie, KAUSSMANN (1941) ramène à quelques types simples la nervation des feuilles des monocotylédones et des dicotylédones puis cherche à retrouver ces types dans les sépales, pétales et étamines des fleurs des deux groupes d'Angiospermes. Mais quelle que soit la précision de ces recherches, elles présentent toujours un point faible. Il faut, en effet, déterminer, avant toute conclusion, ce qui est primitif, ce qui est typique. Cette question, qui fait appel à toute l'évolution des Angiospermes, est toujours très délicate ou même impossible à résoudre avec certitude. La réponse qu'on lui donne résulte en somme d'un choix dans lequel, bien souvent, l'auteur se laisse entraîner à considérer comme primitif ou typique les cas qui sont plus particulièrement favorables à son hypothèse et à admettre que les cas moins favorables en dérivent par des transformations plus ou moins nombreuses.

Enfin, à côté de l'anatomie de l'appareil vasculaire, d'autres observateurs ont fait appel à l'anatomie des autres tissus des pièces florales pour étayer la théorie classique. A vrai dire, ces travaux sont peu nombreux; il convient surtout de citer ceux d'Agnès ARBER (1936-1937) sur l'indépendance anatomique des bords carpellaires de l'*Helleborus*, qui possèdent chacun à l'origine un épiderme propre. Les recherches dans cette voie ont d'ailleurs peu de chance d'aboutir à des résultats importants, car l'adaptation à la fonction reproductrice ne peut qu'amener de profondes modifications dans la structure des tissus, et on relèvera plus facilement les différences que les ressemblances histologiques entre la structure des feuilles florales et celle des feuilles végétatives.

III. — Arguments ontogéniques

Au lieu d'étudier et de comparer seulement la tige feuillée et la fleur adultes, comme pour les argumentations précédentes, il était naturel que certains auteurs essaient de comparer les premiers stades de leur développement, pour voir si les pièces florales et les feuillès se formaient de la même façon. Un des principaux mémoires envisageant la question sous cet angle est celui de PAYER (1857), où l'auteur étudie et figure un grand nombre de fleur depuis leurs stades les plus jeunes. PAYER note que les primordiums des pièces florales apparaissent sous forme de croissants entourant incomplètement le sommet de l'axe, de même que les primordiums foliaires. Pour les carpelles, en particulier, PAYER figure de nombreux exemples de primordiums en fer à cheval comme ceux des feuilles. Cependant, malgré ces apparences externes, PAYER conclut, pour des raisons étrangères à l'ontogénie florale, que l'axe entre dans la constitution du gynécée.

Plus récemment, TROLL (1932) a repris l'étude du développement d'un certain nombre de carpelles et a comparé leur mode de développement non pas à celui d'une feuille ordinaire, mais à celui d'une feuille peltée, suivant ainsi la voie tracée primitivement par CELAKOVSKY (1876), WARMING (1878) et surtout GOEBEL (1884). Pour TROLL, la formation d'une feuille peltée serait liée à la symétrie radiale primitive du pétiole; celle-ci, au moment de la formation du limbe, amènerait la localisation de la croissance limbaire non seulement sur les bords latéraux, comme cela a lieu dans une feuille normale, mais aussi sur le bord adaxial supérieur du pétiole; cette croissance adaxiale provoque alors la soudure des bords du limbe primitif entre eux et la constitution soit d'une feuille peltée si le limbe est plan, soit d'une feuille ascidiée s'il se creuse en coupe. Or, dans certaines fleurs tout au moins, le primordium carpellaire serait, au début, à symétrie radiale et la croissance adaxiale donnerait une structure en tout point comparable à celle d'une feuille ascidiée.

TROLL, comme GOEBEL ou PAYER, a étudié presque exclusivement la forme extérieure des ébauches florales; l'étude précise de l'ontogénie florale nécessitait en même temps l'étude histologique. C'est seulement ces dernières années que cette étude a été entreprise et quelques auteurs (NEWMANN 1933, 1934, 1936, TROLL 1939, SPOTTE 1940 pour les carpelles, KAUSS

MANN 1941 pour les sépales, pétales et étamines) y ont trouvé une confirmation de la théorie classique en constatant que le développement des pièces florales, la localisation et le fonctionnement des zones de croissance y étaient analogues à ceux des feuilles végétatives. Mais d'autres auteurs, qui ont effectué des recherches analogues (THOMPSON, GRÉGOIRE), ont abouti à des conclusions s'opposant à la thèse classique et que nous verrons plus loin.

IV. — Arguments phylogéniques

Les théories évolutionnistes ont amené de nombreux auteurs à rechercher, dans la comparaison de la fleur des Angiospermes avec les organes reproducteurs de végétaux plus primitifs, une confirmation de la théorie classique. Ces comparaisons ont été faites soit avec les végétaux actuels, soit avec des végétaux fossiles. La comparaison de la fleur des Angiospermes avec l'appareil reproducteur des Gymnospermes, en particulier des *Cycas* (TREUB, 1882), et avec celui des Cryptogames vasculaires (VAN TIEGHEM, 1868-1871 et 1891) est devenue classique de nos jours. Comme chez les Fougères et les *Cycas*, cet appareil paraît indubitablement formé par des feuilles, il doit en être de même chez les Angiospermes quelles que soient les transformations subies par ces feuilles. Mais, en serrant la question de plus près, on est obligé de reconnaître qu'il existe un hiatus considérable entre les Angiospermes les plus primitives et les Gymnospermes les plus évoluées. Pour certains auteurs (HOOKER 1864, VAN TIEGHEM 1869, WETTSTEIN 1903, ARBER et PARKIN 1908), les Gnétales semblent susceptibles de combler partiellement ce hiatus. Mais leur appareil reproducteur femelle est encore discuté puisque, pour certains, l'enveloppe de l'ovule est un tégument (STRASBURGER 1872, COULTER 1909) et pour d'autres un véritable carpelle (LIGNIER et TISON 1912).

D'ailleurs, la comparaison avec les végétaux actuels ne peut donner que des résultats approchés, car il est bien évident qu'une Angiosperme actuelle ne peut dériver d'une Gymnosperme actuelle. C'est pourquoi les arguments phylogéniques doivent surtout être basés sur des comparaisons avec des végétaux fossiles que l'on peut supposer être les ancêtres directs des Angiospermes actuelles. Mais dans cette voie, on se heurte rapidement à l'écueil général des recherches paléontologiques.

Les documents fossiles sont trop peu nombreux, leur structure fine n'est que rarement bien conservée. De plus, on en est réduit à des hypothèses concernant la filiation réelle des plantes observées. C'est ainsi que pour certains auteurs (THOMAS 1931, 1934, SEWARD 1931), ce sont les Caytoniales parmi les Gymnospermes qui seraient les ancêtres des Angiospermes et présenteraient les premiers rudiments de carpelle clos; mais SEWARD lui-même emploie des termes dubitatifs dans cette interprétation (1). Pour d'autres (SCOTT 1920, 1923, ARBER et PARKIN 1908), les Angiospermes dériveraient des Bennettitales; mais, là encore, les organes à comparer sont fort éloignés les uns des autres et non reliés par des formes intermédiaires.

Si donc, même pour les grandes lignes de l'évolution, le paléontologiste doit se contenter de termes de comparaison très éloignés les uns des autres, combien, à plus forte raison, se trouvera-t-il embarrassé pour suivre l'évolution à l'intérieur du groupe des Angiospermes. En fait, ce problème n'a jusqu'ici jamais été résolu et c'est à juste titre que SEWARD conclut: « *The evolution of the flowering plants: an unsolved problem.* »

D'ailleurs, la valeur de l'argumentation phylogénique est basée sur le postulat que les organes à fonction et à structure semblables ont la même valeur morphologique dans toute la série évolutive considérée. Or ce postulat n'est pas admis par tous les botanistes. GOEBEL (1884) insiste sur la différence qui existe entre organes homologues et organes analogues, termes trop souvent confondus. GLÜCK (1919) montre que le sépale par exemple peut être homologue, soit d'une feuille entière, soit d'une gaine, soit de stipules selon les espèces considérées. Cette incertitude conduit même GRÉGOIRE (1938) à « considérer comme parfaitement vaines toutes les tentatives d'interprétation de la morphologie actuelle à l'aide des données paléontologiques ».

V. — Arguments tératologiques

Depuis longtemps, de nombreux observateurs ont décrit des fleurs anormales virescentes, dans lesquelles une ou plusieurs des pièces florales étaient remplacées par des organes ressem-

(1) Several of these seed-cases or fruits are borne on a single branched organ which is believed to be equivalent to a leaf, though in form unlike a foliage leaf.

blant de plus ou moins près à des feuilles végétatives, et les notes sur ce sujet sont innombrables. Les ouvrages classiques de MOQUIN-TANDON (1841) de MASTERS (1869) et de PENZIG (1921-1922) en citent une longue liste dans des espèces végétales très variées. L'interprétation de ces anomalies, qui semble la plus logique, est que cette transformation des pièces florales en feuilles résulte d'un retour de la fleur à un état plus primitif qui est justement celui de pousse feuillée. Les premiers défenseurs de la thèse classique (DE CANDOLLE, 1827) citaient déjà la virescence à l'appui de leurs opinions. De même, les cas de prolifération, où l'on voit apparaître au milieu de la fleur anormale un axe allongé qui se termine soit par un bourgeon végétatif soit par une fleur, ne font que confirmer cette manière de voir. Aussi la grande majorité des botanistes accordent aux arguments tératologiques une valeur de preuve importante pour la théorie foliaire de la fleur. C'est ainsi que PAX (1890) considère les arguments tératologiques comme la preuve essentielle de la nature foliaire des pièces florales. PEYRITSCH (1876) s'appuie sur les ovules anormaux pour rechercher la valeur morphologique de l'ovule et du placenta; VELENOVSKY (1905-1913) fait une large place à la tératologie dans l'interprétation morphologique de la fleur; c'est de même en grande partie sur cette argumentation que VUILLEMIN (1926) fonde sa théorie de la fleur.

Cependant, certains auteurs n'admettent pas ces preuves. GOEBEL (1884), par exemple, estime que c'est une « erreur de logique » de considérer des formes anormales comme un retour à un état primitif. D'autres, comme TRÉCUL (1873) et surtout GRÉGOIRE (1938) n'attaquent pas la méthode mais les faits eux-mêmes, prétendant que les organes qui apparaissent dans une fleur virescente n'ont que de très vagues analogies avec les feuilles végétatives; les carpelles en particulier, dont les exemples de virescence sont plus rares, ne seraient remplacés le plus souvent que par des ébauches de forme plus ou moins définie qui ne sont que des carpelles déformés sans véritable ressemblance profonde avec une feuille. Dans les cas où il y a indubitablement présence d'une pousse feuillée dans une fleur, GRÉGOIRE admet qu'elle provient non d'un allongement de l'axe floral lui-même mais du développement d'un bourgeon adventif.

*
**

Aucun des arguments sur lesquels est fondée la théorie foliaire de la fleur n'a donc une valeur de certitude absolue;

tous ont été individuellement mis en doute: la ressemblance morphologique peut n'être qu'une simple analogie et ne prouve pas obligatoirement une homologie (GOEBEL, THOMAS); l'anatomie ne signifie rien car un vaisseau se développe où le besoin s'en fait sentir (GOEBEL); la phylogénie n'a pas de valeur par suite des graves lacunes qu'elle comporte (GRÉGOIRE); l'histogenèse n'est pas une méthode morphologique sûre (WARMING); l'argumentation tératologique est une erreur de logique (GOEBEL). Mais, si aucun des arguments n'est absolument convaincant, il faut bien reconnaître que leur association forme un ensemble extrêmement solide qui a résisté depuis plus d'un siècle à tous les assauts des critiques. Ceux-ci peuvent parvenir à en montrer les points faibles, mais jamais, jusqu'à maintenant, ils n'ont réussi à établir une autre théorie susceptible de rendre compte convenablement de l'ensemble de tous les faits morphologiques, anatomiques, ontogéniques, phylogéniques et tératologiques, que la théorie foliaire réunit en un ensemble cohérent.

Mais, si la théorie classique resté forte dans ses grandes lignes, on doit reconnaître que, dès le début, elle s'est heurtée à une difficulté considérable qu'elle n'a pu encore résoudre définitivement: l'interprétation du gynécée. Les discussions sont innombrables sur la valeur morphologique des différentes parties du gynécée. Examinons-les maintenant rapidement.

§ 2. — L'interprétation du gynécée

On peut distinguer deux grands groupes dans les théories explicatives qui, au sein de la conception classique, veulent donner une interprétation cohérente du pistil:

- 1° Le pistil est uniquement foliaire dans toutes ses parties;
- 2° L'axe joue un rôle dans la constitution du pistil.

1° *Les théories uniquement foliaires du gynécée*

La théorie classique fondamentale considère, nous l'avons vu, que le carpelle est une feuille enroulée longitudinalement autour de sa face supérieure et dont les marges, devenant bords placentaires, portent les ovules. Suivant cette conception, le type follicule est le plus primitif et c'est de lui que dérivent tous les autres. Ce point de vue a été surtout soutenu en

France par VAN TIEGHEM. Dans cette hypothèse, l'explication du follicule est assez claire, mais la grande difficulté réside dans la façon dont on passe de ce type aux nombreuses autres dispositions réalisées chez les Angiospermes. Un des cas les plus difficiles à expliquer est celui des placentas central et basal, pour lesquels VAN TIEGHEM est amené à faire intervenir la disparition congénitale de cloisons. En fait, ce n'est là qu'un mot, et « congénital » est ici à peu près synonyme de « indémontrable ». Nous avons vu, d'autre part, que plusieurs auteurs allemands: GOEBEL (1884), CELAKOVSKY (1900), TROLL (1932), s'appuyant surtout sur l'ontogénie, estiment que le placenta est bien le bord du limbe carpellaire, mais le carpelle serait une feuille peltée et non une feuille normale. Cependant, TROLL n'est pas parvenu à expliquer tous les carpelles avec cette théorie; il est obligé de considérer des carpelles à peltation latente ou épeltés et enlève ainsi toute généralité à sa conception.

Pour expliquer l'indépendance possible entre le carpelle et le placenta, certains auteurs considèrent que ce dernier n'est pas le bord de la feuille mais une autre région de celle-ci. C'est ainsi que pour GLÜCK (1901) le placenta représenterait les stipules de la feuille carpellaire, alors que pour VUILLEMIN (1915), il serait de nature ligulaire. Mais ici encore, ces conceptions établies pour expliquer un type particulier de pistil rencontrent de grandes difficultés dans leur généralisation.

Au lieu de considérer le placenta comme une partie de la feuille carpellaire, SAUNDERS (1927), reprenant l'ancienne hypothèse de TREVIRANUS (1835-38) et de BRONGNIART (cité par TRÉCUL 1875), le considère comme une feuille autonome et édifie sa théorie du polymorphisme carpellaire. Selon ce point de vue, le gynécée est toujours formé par des feuilles carpellaires soudées mais elles ne sont pas toutes semblables: les unes sont fertiles et constituent les placentas, les autres sont stériles et constituent les parois et les cloisons ovariennes. Pour reconnaître chacun des carpelles constitutifs d'un gynécée gamocarpelle, SAUNDERS emploie le seul critérium de l'appareil vasculaire: chaque faisceau libéro-ligneux de la base de l'ovaire correspond à un carpelle stérile ou fertile. Ce critérium si simple et clair permet à SAUNDERS d'expliquer toutes les structures possibles. Il semble cependant qu'il soit fondé sur des bases bien fragiles. On connaît de nombreuses feuilles végétatives simples qui présentent plusieurs faisceaux distincts s'insérant indépendamment les uns des autres sur la tige (Graminées par exemple). Pourquoi alors une feuille carpel-

laire ne pourrait-elle posséder, elle aussi, plusieurs nervures indépendantes?

2° Les théories mixtes du gynécée

Les théories purement foliaires n'étant pas capables de tout expliquer, certains auteurs ont cherché une solution en faisant intervenir l'axe dans la constitution du gynécée. Déjà DE CANDOLLE (1827) et SAINT-HILAIRE (1881) considéraient que, dans tous les cas, les placentas étaient formés par l'axe et les parois du pistil par les feuilles carpellaires; mais c'était là une opinion plutôt qu'une démonstration. C'est seulement avec DUCHARTRE (1844), WIGAND (1846), PAYER (1857), EICHLER (1875) que cette hypothèse s'appuie sur des faits. Ces auteurs considèrent surtout le placenta central; son anatomie, son mode de formation, ses altérations tératologiques ne peuvent s'expliquer que s'il représente le sommet d'un axe. SCHLEIDEN (1837-1849) et PAYER (1857) se sont efforcés par la suite de généraliser cette conception à tous les types d'ovaires en s'appuyant sur le fait que l'ovule, représentant pour eux un bourgeon, ne pouvait naître que sur une tige.

Au lieu de considérer que le placenta seul serait de nature caulinaire, de nombreux auteurs allemands admettent que l'axe peut constituer en tout ou en partie non seulement le placenta mais encore la paroi ovarienne. CELAKOVSKY (1874) a nettement exposé cette conception. L'axe peut prendre des formes très variées: colonne, plateau et surtout cupule, et donner ainsi sa forme caractéristique à chaque pistil; mais dans tous les cas, une partie appendiculaire est surajoutée à la partie axile qu'elle tapisse ou qu'elle surmonte de diverses façons, et c'est toujours cette partie appendiculaire qui porte les ovules. En France, VIDAL (1900) a développé une idée analogue et conclut que dans les fleurs les plus évoluées (Dipsacées, Composées) « l'axe supprime le carpelle » qui peut être réduit à la seule région styloïde.

Enfin, d'autres auteurs, AGARDH (1831), ENDLICHER (1831), WETTSTEIN (1933) attribuent un rôle encore plus grand à l'axe dans la fleur. L'axe constituerait non seulement les carpelles mais encore les étamines (AGARDH, WETTSTEIN) et même les pétales (ENDLICHER). La fleur des Angiospermes serait alors non plus une véritable fleur mais une inflorescence complexe formée par un axe ramifié (*Pseudanthium* d'AGARDH) de caractères comparables à l'inflorescence des Euphorbiacées.

Mais toutes ces interprétations ont été établies pour un certain type d'ovaire et toujours l'extension aux autres types rencontre des difficultés assez graves. C'est pour tourner ces difficultés que HUISGEN (1873) admet que la valeur morphologique du placenta peut varier d'un ovaire à l'autre. Si dans certains cas il est de nature axile (Primulacées), dans d'autres cas il est de nature foliaire (*Helleborus*). Si cette conception facilite grandement les conciliations entre les théories opposées, il faut reconnaître qu'elle est difficilement conciliable avec l'idée d'évolution selon laquelle il doit exister un arché-type unique à l'origine de la diversité des structures actuelles.

§ 3. — Les conceptions unitaires de la tige et de la feuille

Mais, pendant que ces querelles se poursuivent parmi les partisans de la théorie foliaire de la fleur, sur le rôle relatif de la tige et de la feuille dans le gynécée, une solution toute différente va être apportée de l'extérieur par des observations faites sur l'appareil végétatif.

Jusqu'à la fin du siècle dernier, la plupart des traités classiques de Botanique décrivaient les trois membres de la plante: la racine, la tige et la feuille, comme trois parties essentiellement distinctes. Mais des recherches, surtout anatomiques, plus récentes ont tenté de démontrer que ces trois parties n'étaient pas de natures différentes. Laissant de côté la question de la racine, nous examinerons seulement ici les principales hypothèses qui tendent à considérer feuille et tige comme un seul organe.

Il y a essentiellement deux points de vue possibles:

1° La tige est l'organe primitif et essentiel; la feuille est formée par une tige modifiée;

2° La feuille est primitive et la tige est formée par l'association des feuilles.

La première hypothèse a été soutenue entre autre par PORONIE (1903) et surtout par LIGNIER (1903, 1909) en s'appuyant principalement sur les Ptéridophytes actuels et fossiles. Pour ce dernier auteur, l'organe primitif est la tige, la feuille des Fougères résulterait d'une ramification intense suivie de cladodification de certains rameaux, puis de soudures des différents cladodes ainsi obtenus. L'ensemble de ces rameaux constitue alors une unité morphologique à laquelle LIGNIER donne le nom de mériphyte. La deuxième hypothèse, émise, semble-

t-il, par GAUDICHAUT (1841) (théorie du phyton), soutenue par DELPINO (1883) et CELAKOVSKY (1901), mais développée surtout par CHAUVEAUD (1921) (théorie de la phyllorhize), est appuyée sur des observations morphologiques, anatomiques et ontogéniques. Dans cette dernière théorie, par exemple, les entités élémentaires ou phyllorhizes, dont l'association forme le corps végétatif, comprennent une partie libre: la phylle; une partie caulinaire: la caule, et une partie radiculaire: la rhize. Ces deux dernières sont soudées avec les régions correspondantes des autres phyllorhizes et la tige résulte simplement de la soudure des caules des différentes phyllorhizes.

Ces conceptions ont déjà été appliquées à la fleur. Dès 1873, TRÉCUL admettait que la plante n'était qu'un axe diversement ramifié, sans appendice, le carpelle; par exemple, ne serait dans sa totalité qu'une « ramification particulière de la tige » mais cet auteur distingue immédiatement les ramifications indéfinies (rameaux et racines) et les ramifications définies (feuilles et pièces florales) et ce changement de terme ne résout donc pas le problème. De même, GOEBEL (1886) estime que la querelle sur le rôle relatif de l'axe et des appendices n'a pas de sens et n'est qu'une question de mots puisqu'il n'existe en fait aucune distinction fondamentale entre un axe et ses appendices. Mais malgré ce point de vue, GOEBEL s'est fréquemment attaché à déterminer le rôle de l'axe et de la feuille dans la fleur.

En fait, nous voyons que cette nouvelle voie n'est pas fondamentalement différente de celle suivie par les partisans de la théorie classique puisque la discussion reste ouverte sur le rôle des parties constitutives du membre unique admis par ces auteurs.

Plus récemment, VUILLEMIN (1926), s'appuyant sur les conceptions de LIGNIER, de DELPINO, de POTONIE, distingue, comme E. BERTRAND (1880, 1881), la tige du stipe et la feuille de la fronde et considère alors quatre types morphologiques: le stipe, le caulome, le frondome et le phyllome. Appliquant cette conception à la fleur, il conclut que les sépales sont des phyllomes, les pétales et étamines, des frondomes et, enfin, que le carpelle résulte de l'association d'un phyllome et d'un frondome: « Le phyllome forme la paroi externe de l'ovaire et du style, le frondome forme le placenta » (p. 58) et le stigmate. Cette conception, basée essentiellement sur des observations tératologiques, est cependant assez fragile par le fait que VUILLEMIN ne donne pas de critérium permettant de reconnaître frondome et phyllome, au moins dans les fleurs nor-

males. La distinction devient donc bien délicate. VUILLEMIN et les auteurs qui ont travaillé dans cette direction ont en somme établi simplement leurs conceptions théoriques dans le langage de LIGNIER ou de CHAUVEAUD; mais, pour la fleur, ils n'ont apporté jusqu'ici aucun fait positif prouvant la similitude de nature entre la feuille et l'axe.

§ 4. — Les négateurs de la théorie de la métamorphose

Devant les difficultés que l'hypothèse de GÆTHER rencontrait pour l'explication de la fleur et surtout du gynécée, quelques auteurs modernes ont rejeté la totalité de la théorie de la métamorphose et ont tenté de la remplacer par une autre fondée sur des bases entièrement nouvelles. Mais si les critiques faites à la thèse classique sont en général justifiées, l'établissement d'hypothèses nouvelles n'a abouti le plus souvent qu'à des théories compliquées et dont la généralisation à l'infini des structures florales normales et anormales soulève de grandes difficultés.

COULTER et CHAMBERLAIN (1903) furent parmi les premiers à repousser la théorie de la métamorphose. En s'appuyant sur les caractères morphologiques de la feuille et des pièces florales, ces auteurs concluent qu'on a là des unités morphologiques distinctes. Ils admettent cependant que feuilles et pièces florales ont une origine phylétique commune, mais extrêmement lointaine, datant de l'origine même des Angiospermes. Il est donc vain de rechercher des homologies entre les fleurs actuelles et les pousses feuillées actuelles, chacune ayant évolué depuis longtemps suivant des voies divergentes. Tout au plus pourrait-on comparer ces organes à leurs lointains ancêtres fossiles, ce qui se heurte aux habituelles difficultés des recherches de ce genre, surtout pour les structures fines.

C'est suivant la même voie paléontologique que THOMAS (1934) recherche l'origine du carpelle des Angiospermes dans la cupule qui enveloppe les ovules des Caytoniales fossiles. Cette cupule a, selon THOMAS, une origine complexe résultant de la réduction d'un mégasporophylle ramifié qu'il est impossible d'homologuer à la feuille végétative d'Angiospermes.

En s'appuyant sur l'étude du développement de la fleur, Mc LEAN THOMPSON (1933, 1934, 1937) arrive à une concep-

tion très spéciale de la fleur. Pour lui, le primordium floral est essentiellement un organe sporogène destiné à produire des microsporangés à sa base et des macrosporangés à son sommet. L'apparition des primordiums de pièces florales n'aurait d'autre rôle que de réaliser les potentialités latentes du massif sporogène; selon que ces primordiums apparaissent dans la région microsporogène ou macrosporogène, ils produiront des étamines ou des carpelles. L'auteur ne discute pas explicitement les homologues possibles entre fleurs et tiges feuillées, mais il semble bien que sa conception du primordium floral comme un massif sporogène distingue complètement celui-ci d'une tige végétative; par suite, les mamelons, qui se forment sur ce massif sporogène, ne peuvent avoir aucune homologie avec ceux qui se forment sur un sommet végétatif pour donner des feuilles; l'auteur montre cependant que leur phyllotaxie est analogue à celle des feuilles végétatives.

Mais l'opposition la plus catégorique à la thèse foliaire a été formulée par GRÉGOIRE (1938). Cet auteur, s'appuyant comme THOMPSON sur l'ontogénie florale, met en évidence les différences profondes qui existent entre un sommet végétatif et un sommet floral. Alors que le sommet végétatif est essentiellement caractérisé par un massif méristématique donnant deux tissus différents: le plérome et le périblème, le sommet floral donne un parenchyme qui ne joue que le rôle de porteméristème. C'est le méristème terminal qui joue le rôle fondamental dans la fleur et les mamelons qu'il produit sont des néoformations qui lui sont propres et sont, de ce fait, sans homologues avec des ébauches de feuilles végétatives. De même, la différenciation du procambium, qui se fait directement à partir du méristème terminal et non à partir des feuilles comme dans la tige, éloigne encore ces deux organes. D'abord limitée aux étamines et aux carpelles, cette conception a été étendue ensuite par GRÉGOIRE à tous les organes floraux et même à l'ensemble de l'inflorescence. Celle-ci serait tout entière une formation indépendante de l'appareil végétatif et il est donc vain de rechercher une homologie entre les pièces florales ou même les bractées et les feuilles végétatives. La conception de GRÉGOIRE n'a malheureusement pu être établie avec une certaine rigueur que pour le carpelle, la mort l'ayant empêché d'achever son œuvre, et en particulier d'y intégrer les arguments morphologiques, tératologiques et phyllogéniques qui étaient si solidement la thèse classique.

*
**

Ainsi donc, le problème de l'interprétation de la fleur des Angiospermes est loin d'être résolu, et il semblerait parfaitement vain de notre part d'espérer apporter dans ce travail une solution définitive à cette question encore si litigieuse. Mais, ce que nous voudrions essayer de faire, c'est d'envisager le problème sous un jour différent. Nous venons de voir que presque tous les auteurs qui ont traité la question n'ont employé qu'un seul critérium d'étude qu'ils ont appliqué à un grand nombre de fleurs appartenant à des groupes très différents et de préférence aux types d'organisation florale les plus favorables à la thèse qu'ils voulaient soutenir. C'est ainsi, par exemple, que VAN TIEGHEM, SAUNDERS, etc., font l'étude purement anatomique, ou morphologico-anatomique d'un très grand nombre de fleurs. Pour PAYER, THOMPSON et GRÉGOIRE, c'est le critérium ontogénique qui seul a une valeur et qu'ils appliquent à des fleurs très diverses. THOMAS, COULTER et CHAMBERLAIN s'appuient uniquement sur la phylogénie. MASTERS, VUILLEMIN considèrent presque exclusivement les données tératologiques.

Cette méthode a d'incontestables avantages. C'est la seule en particulier qui soit susceptible de donner une solution générale si toutefois un nombre suffisant de fleurs est étudié. Mais ses inconvénients ne sont pas nuls. Etant donnée l'infinie variété des formes florales des Angiospermes, son application rigoureuse nécessiterait l'étude d'un nombre extrêmement élevé de cas. Travail difficile à réaliser matériellement et qui ne fut tenté, en fait, que rarement: PAYER, VAN TIEGHEM, SAUNDERS; le plus souvent, les auteurs sont obligés de se limiter à quelques cas, ce qui fait disparaître l'avantage essentiel de la méthode: sa généralité. D'autre part, deux modes d'investigation aboutissent souvent, comme nous l'avons vu, à deux conclusions différentes pour une même fleur. Parfois même deux argumentations identiques arrivent à des résultats contradictoires. C'est ainsi que, s'appuyant tous trois sur l'ontogénie du pistil, PAYER considère que cet organe est de nature axile, VAN TIEGHEM l'interprète comme le résultat de la concrescence d'appendices, et GRÉGOIRE comme un organe sui generis. Nous avons vu de même que SAUNDERS, en s'appuyant, comme VAN TIEGHEM, essentiellement sur l'anatomie aboutit à des conclusions s'opposant à celles de ce dernier en particulier dans l'interprétation du pistil.

Il nous a donc semblé qu'en envisageant le problème d'un point de vue opposé au précédent, on pourrait peut-être aboutir à des résultats intéressants. Au lieu d'appliquer une seule argumentation à un grand nombre de fleurs, on peut en effet, n'étudier qu'un petit groupe d'Angiospermes nettement limité, mais en appliquant à ce groupe toutes les argumentations possibles: morphologiques, anatomiques, ontogéniques, phylogéniques et tératologiques. Bien entendu, l'argumentation phylogénique, qui nécessite, par essence, la comparaison d'espèces nombreuses et en particulier d'espèces fossiles, ne peut être appliquée ici que dans les seules limites du groupe considéré. En essayant de concilier ensuite les réponses données par les divers moyens de recherches, on peut espérer arriver à une conclusion sérieusement fondée. Evidemment, cette conclusion n'est valable que pour le groupe considéré, mais ne vaut-il pas mieux, après tout, obtenir une petite vérité même partielle, qu'une vaste théorie établie sur des généralisations trop hâtives ?

CHAPITRE II

La fleur des Violacées

Comme il fallait s'y attendre, après ce que nous avons vu au chapitre précédent, les interprétations qui ont été données par différents auteurs de la fleur des Violacées sont extrêmement variées. Cependant, elles admettent toutes l'homologie de la fleur et de la tige feuillée, les auteurs récents nettement opposés à cette théorie n'ayant pas étudié cette famille. Mais toutes les variations sur ce thème ont été écrites au sujet du genre *Viola*, le seul qui ait été étudié en détail, les autres genres exotiques de la famille étant presque inconnus sauf des systématiciens.

Nous allons examiner rapidement maintenant les principaux travaux publiés sur la fleur des Violacées en suivant l'ordre historique des publications.

Les anciens auteurs (GÖTTE, DE CANDOLLE, SCHLEIDEN, etc.) se contentent le plus souvent dans leurs ouvrages généraux de développer leurs conceptions en s'appuyant sur des exemples peu nombreux, et le genre *Viola* n'est qu'accidentellement cité par eux.

Le premier travail étudiant un peu en détail le genre *Viola* est celui de GINGINS (1823). L'auteur observe surtout le trajet des faisceaux libéro-ligneux dans la fleur et, sur cette base, il établit une interprétation assez curieuse de la fleur des Violacées. Le diagramme serait primitivement trimère pour tous les verticilles et la fleur typique comprendrait alors six sépales, six pétales, six étamines et trois carpelles. Mais cette constitution théorique se trouverait modifiée par l'avortement d'une étamine et d'un sépale et la soudure de deux des pétales pour donner le pétale antérieur qui serait donc de nature double.

SAINT-HILAIRE (1841, p. 415), à la suite de DE CANDOLLE (1813, p. 802), examinant la symétrie générale des fleurs, con-

sidère le pétale éperonné comme étant postérieur et « si au premier coup d'œil, le contraire paraît avoir lieu chez les *Viola*, c'est uniquement à cause de la courbure du pédoncule ». On ne voit pas bien d'ailleurs en quoi la courbure peut changer la position relative des faces antérieure et postérieure; il faudrait admettre une « torsion » que ni SAINT-HILAIRE, ni DE CANDOLLE ne peuvent démontrer.

PAYER (1857, pages 177 à 180 et pl. XXXVII) étudie en détail le développement de la fleur de *Viola altaica* et plus succinctement de *V. odorata*. Il décrit que les cinq sépales naissent successivement d'avant en arrière, mais sa figure 2 montre en fait trois sépales externes égaux et les deux internes plus petits. Les pétales naîtraient simultanément dans *V. altaica* et successivement d'avant en arrière chez *V. odorata*, mais, comme pour le calice, sa figure 29 montre les ébauches des cinq pétales de *V. odorata* sensiblement égales. L'androcée se formerait comme la corolle dans les deux espèces. Ici, la figure 30 de *V. odorata* montre les étamines latérales et antérieures à l'état de mamelons alors que l'étamine postérieure est encore nulle. Dans les deux cas, enfin, le pistil naît sous forme d'une coupe dont les bords s'élèvent peu à peu, puis s'organisent en ovaire, style et stigmate; en même temps, les parois de la région ovarienne se garnissent très tôt de trois bourrelets longitudinaux placentaires sur lesquels les ovules se développent ensuite à partir de la base.

Tous les auteurs précédents admettent en général, sans le préciser explicitement pour le cas des *Viola*, que le pistil y est formé de trois feuilles carpellaires soudées par leur bord, mais que les placentas proviennent d'une trifurcation du sommet de l'axe, la nature axile des placentas étant alors très généralement admise.

VAN TIEGHEM (1868, page 80), étudiant spécialement la question du pistil, considère au contraire que celui-ci est uniquement appendiculaire et que les placentas pariétaux des *Viola* ne sont que les marges des feuilles carpellaires. Il se base ici, comme dans tout son ouvrage, sur la nervation des carpelles, et en particulier sur le fait que les placentas de *V. tricolor* sont parcourus par cinq à sept faisceaux reliés par de nombreuses anastomoses les uns à la nervure médiane du carpelle situé à droite, les autres à la nervure médiane du carpelle situé à gauche. Cette disposition ne peut s'expliquer que si l'on considère les nervures placentaires comme les nervures latérales des feuilles carpellaires.

HUISGEN (1873), étudiant aussi le pistil et en particulier le

développement des placentas, conclut que chez *Viola* chacune des valves du fruit mûr représente un carpelle portant le placenta sur sa ligne médiane ventrale; il y aurait donc, selon HUISGEN, trois carpelles dont un postérieur.

TRÉCUL (1875) reprend plus en détail l'étude anatomique de *Viola tricolor*, déjà faite par VAN TIEGHEM, et c'est en somme à cet auteur que l'on doit la première description bien détaillée et correcte de l'anatomie florale de cette espèce. Il note en particulier l'absence de nervure médiane dans les carpelles latéraux et l'existence d'un seul faisceau antérieur dans le style. Il distingue les faisceaux placentaires des nervures latérales des carpelles, celles-ci pouvant contracter des anastomoses d'un carpelle à l'autre en passant à l'extérieur des placentas. Il note enfin l'existence d'une symétrie trimère très accusée dans le système vasculaire du réceptacle, qui fait que neuf seulement des pièces florales disposées en trois verticilles alternants reçoivent directement les faisceaux réceptaculaires, les autres sont alimentés par des faisceaux secondaires ou tertiaires. Etendant son étude au fruit, il observe que, au niveau des placentas, il y a deux couches fibreuses superposées de structure différente. Pour conclure, TRÉCUL estime que l'on doit considérer les carpelles comme « une forme de la ramification (de l'axe) destinée à remplir une fonction spéciale » mais que si l'on voulait admettre la théorie foliaire, « il faudrait avoir recours à une théorie plus complexe dont on doit l'idée à M. BRONGNIART, à l'existence de feuilles fertiles et de feuilles stériles dans un pistil donné ».

EICHLER (1878, pages 221 à 224) donne une description morphologique de la fleur des *Viola* mais, en outre, en s'appuyant sur les observations des systématiciens, il décrit d'autres types floraux appartenant à des genres exotiques de la famille. Il note en particulier l'existence de formes actinomorphes, l'existence de pistils à deux, quatre et cinq carpelles, les soudures possibles de différentes pièces, etc.

KRAEMER (1897) consacre la plus grande partie de sa thèse à la morphologie et à l'anatomie de l'appareil végétatif et plus spécialement à la phyllotaxie et à la structure des cellules et de leur contenu. Dans la partie consacrée à la fleur, ce sont surtout les variations de taille et de pigmentation des différentes régions qui retiennent son attention ainsi que l'étude cytologique des organes floraux; pour ce qui est de l'interprétation générale de la fleur, KRAEMER admet sans discussion l'homologie de chaque pièce florale avec une feuille végétative,

pour le gynécée, en particulier, il se contente de citer, sans l'approuver d'ailleurs, le point de vue de HUISGEN.

Au début du siècle, plusieurs auteurs, et en particulier LECLERC DU SABLON (1900), GOEBEL (1904), PÉCHOUTRE (1909), etc., étudient les fleurs cléistogames des *Viola*, surtout du point de vue biologique. Cependant, ces auteurs décrivent aussi les modifications morphologiques des pièces florales de ce type de fleurs. On y observe une réduction plus ou moins grande de la corolle et de l'androcée et un raccourcissement du style accompagné de courbure. Les auteurs admettent que ces transformations morphologiques sont la conséquence d'un arrêt de développement.

MELCHIOR (1925), dans la deuxième édition du *Pflanzen Familien* d'ENGLER et PRANTL, fait une étude descriptive détaillée de l'ensemble de la famille des Violacées, mais il n'entre pas dans la discussion des théories explicatives de la fleur et admet l'interprétation classique de VAN TIEGHEM. Son travail est essentiellement systématique et aboutit à une classification générale de la famille qui reste actuellement fondamentale.

BUGNON (1925, I, II, III) aborde pour la première fois avec précision la question des homologies florales chez la *Violette odorante* en recherchant à quelles parties de la feuille végétative on peut rapporter chacun des organes floraux. Il examine d'abord les préfeuilles et les bractées et conclut de leur anatomie que toutes deux sont homologues d'une feuille végétative entière et non pas seulement des stipules, comme l'admettait GLÜCK (1919). Il en est de même pour les sépales qui, pour BUGNON, sont des « hypophyllodes », c'est-à-dire des phyllodes résultant du développement d'une base foliaire complète; l'organe pétioliforme qui porte la lame du sépale, situé de ce fait en dessous des stipules, n'est pas homologue d'un vrai pétiole et reçoit de l'auteur le nom de « podode ». Dans les pétales, la nervation permet de mieux mettre en évidence les trois lobes constitutifs de la feuille soudés entre eux; par conséquent, chaque pétale est un protophyllode provenant du développement de l'ébauche foliaire tout entière. Suivant cette interprétation, l'éperon du pétale antérieur, qui se forme à la suite d'une elongation locale n'intéressant que la nervure médiane, représente la région pétiolaire du pétale antérieur. Par analogie, les étamines sont interprétées par l'auteur comme des protophyllodes homologues des pétales, les lobes stipulaires sans faisceaux conducteurs sont représentés par les sacs polliniques; l'éperon des étamines antérieures est homologue de

celui du pétale antérieur et par conséquent d'un pétiole. Enfin, pour le pistil, BUGNON émet une interprétation tout à fait nouvelle en admettant qu'il est constitué par une seule feuille carpellaire antérieure dont les lobes stipulaires constituent ce que l'on appelle habituellement les carpelles latéraux et dont le lobe pétio-limbair forme le carpelle antérieur ainsi que le style. Les trois placentas ne seraient donc pas homologues, le postérieur représentant la région de soudure des deux lobes stipulaires, alors que les deux latéraux se forment dans la région de soudure des stipules au lobe médian.

VUILLEMIN (1926, page 47) critique l'homologie proposée par BUGNON entre l'éperon du pétale antérieur et le pétiole de la feuille végétative. Pour cet auteur, la formation de cet éperon n'est qu'une conséquence de la *périnastie*, c'est-à-dire d'une courbure résultant de l'arrêt de la croissance dans certaines régions périphériques du réceptacle.

SAUNDERS (1927), appliquant à *Viola tricolor* sa théorie du polymorphisme carpellaire, voit dans le pistil des *Viola* six carpelles: trois stériles, dont l'antérieur plus développé se termine par le style, et trois fertiles, constitués par les trois placentas. Cette étude est basée uniquement sur l'anatomie et laisse de côté les autres parties de la fleur.

BERGDOLT (1932) fait une longue étude de l'appareil végétatif et des fleurs de *Viola* et recherche plus spécialement les causes de la cléistogamie dans les variations saisonnières de la nutrition. Du point de vue de l'étude particulière de la fleur, l'auteur fait une observation détaillée des stades intermédiaires entre fleurs chasmogames et fleurs cléistogames et note qu'il y a passage progressif d'un type à l'autre. En s'appuyant principalement sur des considérations tératologiques, BERGDOLT reprend la vieille théorie de GINGINS de la fleur fondamentalement trimère. Pour BERGDOLT, le pétale antérieur ou tout pétale tératologiquement éperonné est le résultat de la soudure de deux pétales, d'un sépale et d'une étamine.

GOEBEL (1933) dans son important ouvrage sur l'organographie des plantes, consacre quelques passages aux fleurs de *Viola* surtout envisagées du point de vue de leur physiologie et de leur adaptation à diverses fonctions. Pour cet auteur, le sépale est une feuille peltée pour assurer une meilleure protection du bouton et en particulier de l'éperon pétalement, celui-ci est un simple réservoir pour le nectar produit par les éperons staminaux nectarifères. Enfin l'auteur, en étudiant plus spécialement le fonctionnement et l'adaptation du stigmate (pp. 1928-1930), conclut que, dans ce stigmate en tube,

la lèvre inférieure est seule restée fonctionnelle, mais que, primitivement, il y en a trois fonctionnelles comme en font foi le développement et la structure stigmatique chez d'autres Violacées.

DEUXIÈME PARTIE

Recherches personnelles

CHAPITRE PREMIER

Morphologie et anatomie comparées de la fleur des Violacées

§ 1. — Matériel et technique

Sauf le genre *Viola*, tous les genres de Violacées sont exotiques, localisés principalement dans les régions subtropicales d'Amérique et d'Afrique. Rares sont ceux qui sont cultivés en serre dans nos régions, et en général ils n'y fleurissent pas. Il était donc nécessaire, pour l'étude comparative que nous nous proposons de faire de l'anatomie florale dans les différents genres de Violacées, d'avoir recours à des échantillons d'herbier. La plupart des plantes étudiées proviennent de l'herbier général du LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE DE PARIS. D'autres, en particulier un certain nombre de *Rinorea*, nous ont été fournis par M. le Professeur CHEVALIER et par M. GENTY. Nous indiquons ci-dessous l'origine précise de chacun des échantillons décrits.

Rinorea physiphora (Mart. et Zucc.), Baill., Jardin botanique de Dijon, Collection Guillemain, Rio de Janeiro.

Rinorea guianensis Aubl., J. B. Dijon, Coll. Guillemain, Rio de Janeiro.

Rinorea Johnstonii Brandt, Coll. Chevalier, Côte-d'Ivoire.

Rinorea ilicifolia (Welw.), O. Ktze., Coll. Chevalier 14.820, Guinée française.

Rinorea rubrotincta Chipp., Coll. Chevalier B. 22.380, Côte-d'Ivoire.

Rinorea Elliotii Engl., Coll. Chevalier 17.640 bis, Côte-d'Ivoire.

Rinorea brachypetala O. Ktze., Coll. Chevalier 206, Cameroun.

Gloeospermum sphaerocarpum Trian. et Planch., Museum de Paris, Coll. Triana, Nouvelle-Grenade, Villavicencio.

Melicytus macrophyllus Cunnigh., Mus. Paris, Coll. J. D. Hooker, Nouvelle-Zélande.

Melicytus lanceolatus Hook. f., Mus. Paris, Coll. Filhol, Nouvelle-Zélande, Rimutaka.

Hymenanthera chathamica F. v. Müll., Mus. Paris, Jardin botanique de Melbourne.

Hymenanthera Banksii F. v. Müll., Mus. Paris, Coll. Reader, Comté de Follett, Australie.

Isodendrion cf. *pyrifolium* A. Gray, Mus. Paris, Coll. Rémy 534, Nihau, Iles Sandwich.

Amphirrhox oblongifolia Spreng., Mus. Paris, Coll. Nadeau, sept. 1862, Corcovado.

Amphirrhox surinamensis Eichl., Mus. Paris, Coll. Holt, janvier 1930, Gehriger 245, Amazone.

Paypayrola guianensis Aubl., Mus. Paris, Coll. Melinon 388, Guyane.

Paypayrola grandiflora Tul., Mus. Paris, Coll. Krukoff 1.451, Matto grosso.

Hybanthus enneaspermus F. v. Müll., Coll. Chevalier 27.482, Moyen Congo.

Hybanthus communis (St. Hil.), Taub., Mus. Paris, Coll. Hassler 8.140, déc. 1901, Apa, Paraguay.

Agatea violaris A. Gray, Mus. Paris, Coll. Gillespie 2.034, Viti-Levu, Iles Fidji.

Anchietea salutaris St. Hil., var. *Martiana* Eichl., Mus. Paris, Coll. Glaziou 5.733, août 1872, Rio de Janeiro.

Corynostylis arborea (L.), Blake, Mus. Paris, Coll. H. Mescia 6.015, juil. 1931, Acara, Brésil.

Schweiggeria floribunda St. Hil., Mus. Paris, Coll. Glaziou 9.351, Rio de Janeiro.

Noisettia longifolia H.B.K., Mus. Paris, Coll. Glaziou, fév. 1877, Rio de Janeiro.

Leonia glydicarpa Ruiz et Pav., Mus. Paris, Coll. Krukoff 1.009, Para.

L'anatomie de toutes ces fleurs a été étudiée au moyen de coupes en série au microtome après inclusion à la paraffine.

Pour les échantillons frais de *Viola*, la technique suivante était employée: Fixation pendant trois à dix heures, selon la

taille des échantillons, dans le fixateur chromo-acétique (Acide chromique 1 g., acide acétique 5 cc., eau distillée 100 cc.). D'autres fixateurs ont été employés (BOUIN, NAVASCHINE, etc.) mais c'est le fixateur chromo-acétique qui nous a donné les meilleurs résultats tant pour la pénétration complète et homogène de pièces souvent de grande taille que pour la facilité des colorations ultérieures. Après fixation, les échantillons sont lavés à l'eau courante pendant douze heures, puis déshydratés par la série des alcools. Au sortir de l'alcool absolu, ils sont traités par trois bains successifs de toluène d'une durée de 10 à 20 minutes chacun; l'essence de cèdre a été aussi employée quelquefois pour les boutons floraux de petite taille, mais elle pénètre mal les fleurs épanouies. L'inclusion est faite dans trois bains successifs de paraffine à 52°, d'une durée de six à douze heures chacun, la paraffine étant maintenue à sa température de fusion dans un verre de montre placé sur une platine chauffante électrique convenablement réglée. Les blocs obtenus à l'aide des barres de Leuckart sont découpés au microtome de Minot à une épaisseur de 10 μ . Puis les rubans sont collés sur des lames porte-objet par une solution à 1 % de gélatine; après étalement et dessiccation, les coupes sont déparaffinées par le toluène, puis traitées par l'alcool à 90° et l'alcool-formol pour tanner la gélatine. Elles sont ensuite colorées de la manière suivante: traitement par la Safranine anilinée en solution aqueuse pendant vingt-quatre heures; puis, après lavage rapide, coloration pendant trente secondes dans une solution alcoolique à 1 % de Vert-Lumière. Les lames sont enfin déshydratées par l'alcool absolu, puis traitées au xylol phéniqué et au xylol pur pour être enfin montées au baume de Canada. C'est cette coloration qui donne les meilleurs résultats pour l'étude anatomique, car les vaisseaux sont colorés intensément en rouge et se détachent bien des tissus cellulotiques avoisinants colorés en vert. De même, les noyaux rouge foncé permettent de bien mettre en évidence les tissus procambiaux dont les noyaux sont proportionnellement très gros.

Pour les échantillons desséchés, il est nécessaire de leur faire subir au préalable un gonflement destiné à leur redonner autant que possible leur forme primitive. Pour produire ce gonflement, deux techniques différentes ont été employées. Les fleurs de grande taille ont été traitées suivant la technique de TILLSON et BAMFORD (1938) qui consiste à faire bouillir les échantillons dans l'eau distillée pendant une heure, puis à les placer pendant vingt-quatre heures dans une solution d'ammo-

niaque à 10 % maintenue dans une étuve à 40°; après lavage soigné pour éliminer l'ammoniaque, ces échantillons sont traités comme les fleurs fraîches. Cette technique a l'avantage de bien regonfler jusqu'au centre les échantillons même assez gros, mais l'action prolongée de l'ammoniaque rend difficile les colorations ultérieures même après chromatisation par le fixateur chromo-acétique. En particulier, les membranes lignifiées présentent moins d'affinité pour les colorants de la lignine et, si l'on fait usage de la coloration à la Safranine-Vert-Lumière, les vaisseaux se colorent en vert aussi rapidement et souvent plus intensément que les membranes cellulosiques. Cela n'a pas une très grande importance pour les fleurs épanouies où l'on peut toujours distinguer les vaisseaux bien différenciés grâce à leur forme, à l'épaisseur de leurs membranes, etc. même s'ils sont colorés comme les tissus cellulosiques. Mais pour les fleurs petites ou les boutons floraux, nous avons mis au point une technique qui permet d'obtenir des colorations bien meilleures. Elle consiste à employer, pour produire le gonflement, le chloral-phénol de AMANN (1899) au lieu de la solution ammoniacale. L'échantillon d'herbier est traité dans l'eau à l'ébullition pendant une heure, puis par le chloral-phénol (hydrate de chloral 2 parties, acide phénique 1 partie) pendant vingt-quatre heures dans une étuve à 50°. Il est nécessaire de maintenir le chloral-phénol à une température assez élevée où il est très liquide et pénètre bien; si la température est plus basse, sa viscosité l'empêche de pénétrer convenablement dans la pièce. Après ce gonflement, l'objet est lavé pendant une à deux heures dans cinq ou six bains successifs d'eau distillée chaude maintenue dans l'étuve à 50°. Le lavage à l'eau froide en effet n'élimine pas entièrement le chloral-phénol qui risque de gêner ensuite l'inclusion. Après refroidissement dans la dernière eau de lavage, les pièces sont traitées comme des objets frais. Cette technique n'est applicable qu'à des objets assez petits. Le chloral-phénol en effet pénètre beaucoup moins profondément que l'ammoniaque et les grosses pièces risquent de n'être pas regonflées jusqu'au centre; mais pour les petits objets, on obtient ainsi des coupes presque aussi belles que celles faites sur des fleurs fraîches et où, en particulier, les colorations sont très brillantes et nettement contrastées.

Les échantillons ont été étudiés exclusivement d'après des coupes transversales. Mais une difficulté se présente dans la confection de ces coupes, c'est celle de l'orientation de l'objet par rapport au rasoir du microtome. Dans les fleurs zygomor-

phes, en effet, le pistil n'est pas toujours parallèle au tube formé par la juxtaposition des pétales, il est fréquemment incliné vers l'avant et cela d'un angle variable. Par conséquent, si l'on oriente l'objet sur le microtome de façon à faire des coupes perpendiculaires aux pétales, ces coupes seront plus ou moins obliques dans le gynécée. A cette difficulté, s'ajoute celle qui provient des déformations subsistant dans les échantillons d'herbier qui ont été trop écrasés au moment de la dessiccation. En outre, nous ne pouvions disposer en général que de peu d'échantillons de chaque espèce (parfois même un seul) et il était donc difficile ou impossible de refaire une série mal orientée. Dans toutes les séries, nous nous sommes efforcés d'orienter l'échantillon de façon à ce que les coupes soient perpendiculaires à l'axe de l'ovaire au niveau de son insertion sur le réceptacle; c'est, en effet, dans cette région que les connexions anatomiques sont les plus délicates à étudier. Les figures de coupes transversales que l'on trouvera plus loin ont été faites en corrigeant toutes les fois que cela était nécessaire les inégalités ou les déformations provenant soit de l'obliquité d'une coupe, soit d'un gonflement insuffisant, soit enfin d'un écrasement plus ou moins intense de l'échantillon, ce sont donc parfois des figures reconstituées d'après plusieurs coupes. Le plus souvent, cependant, ces figures ont été faites directement à la chambre claire, sans correction.

§ 2. — Généralités sur la fleur des Violacées

a) *Morphologie et anatomie*

Avant d'étudier en détail les principales espèces de Violacées, rappelons brièvement la structure morphologique et anatomique des fleurs de cette famille, telle qu'elle est décrite par les différents auteurs cités précédemment.

Les fleurs des Violacées, presque toujours hermaphrodites, ont cinq sépales libres, rarement un peu soudés à la base, prolongés parfois par un appendice au-dessous de leur niveau d'insertion; ils peuvent être égaux ou inégaux. Les cinq pétales alternent avec les sépales, ils sont eux aussi libres en général et peuvent être tous semblables ou bien, au contraire, l'antérieur peut être beaucoup plus développé que les autres et porter à sa base un éperon plus ou moins long. La corolle

peut enfin être très réduite ou nulle dans les fleurs cléistogames de certaines espèces. L'androcée est extrêmement variable dans les différents types. Il y a toujours cinq étamines épisépales, sauf dans quelques fleurs cléistogames où les deux antérieures sont seules développées. Elles peuvent être sessiles ou avoir de courts filets libres ou soudés plus ou moins longuement les uns aux autres. Les anthères sont introrsées et s'ouvrent par deux fentes longitudinales latérales. Dans presque toutes les Violacées, le connectif se prolonge au-dessus des anthères par une écaille membraneuse plus ou moins grande; en outre, les filets staminaux peuvent porter dorsalement des appendices plus ou moins développés qui existent aux cinq étamines ou seulement aux deux antérieures. Le gynécée est formé très uniformément de trois carpelles dont un antérieur, ouverts et concrescents en un ovaire uniloculaire à trois placentas pariétaux uni ou multi-ovulés, nous verrons plus loin les rares exceptions à cette structure du gynécée. Le style est toujours terminal, présentant un développement très variable selon les espèces, en particulier dans la forme du stigmate.

Du point de vue anatomique, les observations de VAN TIEGHEM, TRÉCUL, KRAEMER, BUGNON, SAUNDERS, etc., limitées au genre *Viola*, ont montré que les sépales reçoivent chacun trois faisceaux conducteurs; il en est de même des pétales. Ces trois nervures se ramifient plus ou moins dans les parties élargies de ces pièces. Les étamines sont parcourues dans toute leur longueur par un faisceau simple qui se termine un peu en dessous du sommet de l'anthère. D'après les auteurs précédents, le gynécée est parcouru par trois nervures médianes carpellaires plus ou moins ramifiées et par trois nervures placentaires simples ou dédoublées en nervures parallèles. Dans le réceptacle, les nervures médianes des sépales reçoivent les traces staminales et les nervures latérales des pétales avant de s'insérer sur l'anneau conducteur du pédoncule. Les nervures latérales de deux sépales voisins se soudent l'une à l'autre ainsi qu'à la nervure médiane des pétales pour aller s'insérer entre les cinq traces précédentes. Les nervures médianes carpellaires vont se jeter dans les nervures médianes des pétales antérieur et postérieurs, les placentaires se rendent directement dans le cylindre central.

b) Systématique

C'est essentiellement sur des caractères de morphologie florale qu'est basée la division de la famille des Violacées en tribus et genres. Pour la description des différentes espèces, nous adopterons provisoirement la classification la plus récente donnée par MELCHIOR (1925), quitte à y introduire plus tard certaines modifications jugées nécessaires.

MELCHIOR commence par séparer des autres Violacées le genre *Leonia*, très aberrant, comme nous le verrons, pour en faire la sous-famille des *Leonioideae*, la deuxième sous-famille des *Violoideae* comprenant tous les autres genres. Il divise ensuite les *Violoideae* en deux groupes: l'un, celui des *Rinoreae*, comprenant les types à fleurs actinomorphes ou peu zygomorphes, l'autre, celui des *Violeae* aux fleurs nettement zygomorphes. Le groupe des *Rinoreae* se divise ensuite tout naturellement en un sous-groupe aux fleurs un peu zygomorphes (*Paypayrolinae*) et un sous-groupe aux fleurs actinomorphes où l'auteur distingue encore quelques subdivisions en particulier d'après les caractères du fruit et des sépales (*Rinoreinae*, *Hymenantharinae*, *Isodendriinae*). De même, le groupe des *Violeae* est divisé en deux sous-groupes: *Hybanthinae* où le pétale antérieur n'a pas d'éperon mais simplement une gibbosité à sa base, et *Violinae*, où le pétale antérieur porte un éperon très développé.

On voit que la classification de MELCHIOR est basée essentiellement sur l'importance de la zygomorphie florale. Il distingue en somme quatre types essentiels:

1. Fleurs parfaitement actinomorphes: *Rinoreinae*, *Hymenantharinae*, *Isodendriinae*.
2. Fleurs un peu zygomorphes: *Paypayrolinae*.
3. Fleurs zygomorphes sans éperon: *Hybanthinae*.
4. Fleurs zygomorphes avec éperon: *Violinae*.

Le tableau ci-contre résume les grandes lignes de la classification de MELCHIOR; les seize genres qui composent la famille ont été numérotés par MELCHIOR et c'est dans cet ordre que nous les étudierons ici. Dans ce tableau, les caractères essentiels des différents groupes sont indiqués, mais les caractères distinctifs des genres, qui sont d'importance secondaire pour la morphologie générale, ont été laissés de côté ici et seront examinés lors de l'étude de ces genres.

<i>Violioideae</i> Préfloraison imbriquée descendante de la corolle. Fruit : Capsule ou baie. Anthères introrses.	<i>Rinoreae</i> Fleurs actinomorphes ou un peu zygomorphes.	<i>Rinoreineae</i> Fleurs actinomorphes. Fruit : capsule ou baie. Sépales libres. Stipulés caduques ou nulles.	<i>Hymenantherinae</i> Fleurs actinomorphes. Fruit : baie. Sépales soudés à la base.	<i>Isodendriinae</i> Fleurs actinomorphes. Fruit : capsule. Stipules persistantes.	<i>Paypayrolinae</i> Fleurs un peu zygomorphes.	<i>Hybanthinae</i> Pétale antérieur gibbeux.	<i>Violinae</i> Pétale antérieur éperonné.	<i>Violaeae</i> Fleurs nettement zygomorphes.	<i>Leonioideae</i>
		1. <i>Rinorea</i> .	4. <i>Melicytus</i> .	6. <i>Isodendrion</i> .	7. <i>Amphirrhox</i> .	9. <i>Hybanthus</i> .	11. <i>Anchietea</i> .		
		2. <i>Alleris</i> .			8. <i>Paypayrola</i> .	10. <i>Agatea</i> .	12. <i>Gorynostylis</i> .		
		3. <i>Gloeospermum</i> .					13. <i>Schweiggeria</i> .		
							14. <i>Noisettia</i> .		
							15. <i>Viola</i> .		
									16. <i>Leonia</i> .

Rinoreae
Fleurs actinomorphes
ou un peu zygomor-
phes.

Violoideae
Préfloraison imbriquée descen-
dante de la corolle.
Fruit : Capsule ou baie.
Anthères introrsées.

Violeae
Fleurs nettement zyg-
morphes.

Leontoideae
Préfloraison quinconcielle ou irrégulière.
Fruit akénoïde. Anthères extrorsées.

Remarques concernant les descriptions des fleurs de Violacées

1. Dans l'étude des différentes espèces de Violacées, nous adopterons toujours le même plan, à savoir: tout d'abord, description morphologique rapide du calice, de la corolle, de l'androcée et du gynécée; puis, étude du parcours des faisceaux libéro-ligneux dans les pièces florales. A la fin de chaque description, nous mettrons en évidence le ou les caractères qui nous intéressent ici, en particulier ceux concernant la structure du gynécée et l'importance de la zygomorphie.

2. Pour la description du parcours des faisceaux libéro-ligneux, une difficulté se présente concernant le sens dans lequel on doit suivre le trajet des faisceaux. En effet, on admettait autrefois communément que les cordons conducteurs des pièces florales provenaient d'une ramification de ceux de l'axe; il fallait, par conséquent, décrire les trajets de ces cordons en allant de bas en haut. Mais des études plus récentes (GRELOT 1898, VIDAL 1900, GRÉGOIRE 1938, par exemple) ont montré que, dans certains cas tout au moins, la différenciation des faisceaux se faisait non pas à partir d'un cylindre central vers les pièces florales, mais à partir d'un point quelconque ou même de plusieurs points différents et à la fois vers le haut et vers le bas. Pour être logique, il faudrait donc décrire de la même façon le trajet des cordons conducteurs, à partir du point initial de différenciation et en suivant ensuite les cordons vers le haut et vers le bas. Cela est pratiquement impossible, car, dans les fleurs complètement développées étudiées ici, on ne peut plus distinguer le ou les points initiaux de différenciation. Devant l'impossibilité de résoudre cette question préalable, l'ordre adopté en général, dans les descriptions ci-dessous, fixe arbitrairement le point initial de différenciation au niveau de l'insertion des pièces florales sur le réceptacle. Cette fixation correspond peut-être parfois à la réalité, mais nous n'avons aucun moyen de le savoir sur les échantillons étudiés ici; elle a en tout cas l'avantage de permettre une description plus claire, car la disposition des faisceaux au niveau d'insertion est, en général, particulièrement simple; elle va en se compliquant vers le haut et vers le bas, par suite des ramifications ou des soudures de ces faisceaux. Toutefois, quand la description pouvait y gagner en clarté, en particulier dans les fleurs à ana-

tomie très simple, nous avons adopté l'ancien mode de description et nous avons suivi les ramifications des faisceaux de bas en haut à partir de l'anneau conducteur du pédoncule.

3. Dans plusieurs fleurs de la famille, les pièces florales appartenant à un ou à plusieurs cycles peuvent avoir une base commune. Il y a deux interprétations possibles pour celle-ci : ou bien elle résulte de la soudure des pièces florales, ou bien elle est une production réceptaculaire. Pour la facilité de nos descriptions, nous adopterons provisoirement la première hypothèse de la soudure des pièces florales, nous réservant de discuter ces points de vue si nous trouvons des arguments en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

4. Une dernière remarque, enfin, sur le sens donné ici au mot « carpelle ». On a vu, dans la partie historique, que quatre sens différents ont été donnés à ce terme dans le cas par-

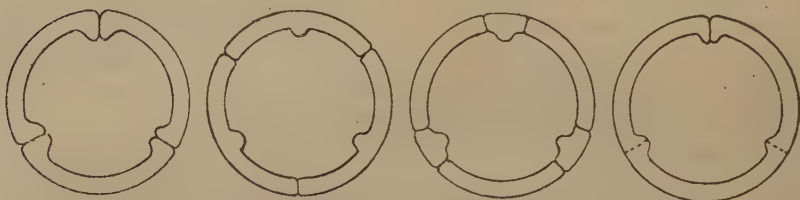


Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

ticulier des fleurs de *Viola*. Selon la botanique classique, un carpelle serait formé par la paroi ovarienne située entre les placentas et par la moitié de chacun des placentas adjacents (Fig. 1). Pour HUISGEN, au contraire, un carpelle serait formé par un placenta et la moitié de chacune des parois ovariennes adjacentes (Fig. 2). Selon SAUNDERS, il y aurait six carpelles : trois stériles, représentés par les trois parois ovariennes, et trois fertiles, qui seraient les trois placentas (Fig. 3). Enfin, selon BUGNON, il n'y aurait qu'un seul carpelle trilobé (Fig. 4). Sans rien préjuger de ces différentes hypothèses, que nous ne pouvons examiner avec fruit que plus loin, et pour fixer dès l'abord le langage de façon précise, nous admettrons ici la théorie classique, la question des homologies réelles des placentas et des cordons libéro-ligneux placentaires restant entièrement réservée. Pour la clarté de l'exposé, on conviendra, dans les descriptions de chaque cas particulier, de séparer le système conducteur placentaire du reste du système carpellaire.

§ 3. — Description morphologique et anatomique
de la fleur des Violacées

Rinorea Aubl.

Le genre *Rinorea* est, après le genre *Viola*, le plus important de la famille des Violacées puisqu'il comprend environ 260 espèces, réparties dans les régions tropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde. Il constitue le type de la tribu des *Rinoreae* qui est caractérisée essentiellement par ses fleurs actinomorphes et s'oppose ainsi à la tribu des *Violeae* à fleurs zygomorphes. Il n'existe pas de classification générale de ce genre, les auteurs qui ont abordé cette question ont envisagé soit seulement les espèces africaines (ENGLER 1902, BRANDT 1914), soit seulement les espèces américaines (BLAKE 1924). Il ne nous a pas été possible d'étudier des représentants de tous les groupes créés par ces auteurs. Nous avons pu cependant examiner un certain nombre d'espèces tant africaines qu'américaines qui nous ont montré de très intéressantes variations de structure.

Rinorea physiphora (MART. et ZUCC.) BAILL.

(Pl. I, fig. 1 à 6)

Dans l'échantillon que nous avons pu nous procurer, le calice et la corolle étaient en trop mauvais état pour qu'il soit possible d'en faire une étude détaillée. L'androcée est formé de cinq étamines libres jusqu'à la base, avec un filet très court et des loges polliniques allongées. Le gynécée est formé d'un ovaire uniloculaire à trois placentas pariétaux, mais le fond de la loge ovarienne est situé à environ 150 μ au-dessus du niveau d'insertion des étamines, de sorte que l'ovaire est porté par un court gynophore plein. A la base et au sommet, la cavité ovarienne est divisée en trois loges par des cloisons parenchymateuses issues des placentas. Chacun de ceux-ci porte un seul ovule anatrope et horizontal. L'ovaire se continue en un style droit, tronqué à angle droit au sommet et sans tête stigmatique distincte.

Le cylindre central du pédoncule se dissocie dans le réceptacle en cordons conducteurs régulièrement disposés, qui se rendent dans les sépales, les pétales et les étamines; chacune de ces pièces ne paraît recevoir à sa base qu'un seul cor-

don. Dans le gynophore, il ne reste que trois faisceaux qui se rendent dans chacun des trois placentas qu'ils parcourent de bout en bout pour s'éteindre librement au sommet de l'ovaire. En outre, dans la paroi ovarienne, on trouve trois cordons situés entre les trois précédents et représentant par conséquent les nervures médianes carpellaires. A la base, ces trois nervures n'entrent pas en contact avec les autres cordons floraux, mais se terminent librement dans le parenchyme du gynophore par un bref cordon procambial. Vers le haut, les trois nervures médianes carpellaires pénètrent dans le style qu'elles parcourent jusqu'à son sommet pour se terminer au même niveau et librement dans le stigmate.

Dans cette fleur actinomorphe, le gynécée est donc lui-même régulier, les trois carpelles, les trois placentas et les trois ovules étant tous semblables entre eux. Ce qu'il y a de plus remarquable dans cette fleur, pourtant âgée, de *R. physiphora*, c'est l'indépendance des nervures médianes carpellaires qui sont sans connexion avec le reste de l'appareil vasculaire floral. Deux hypothèses semblent possibles pour expliquer cette structure: on peut admettre que les faisceaux médians carpellaires étaient primitivement en relation avec les autres traces florales et qu'ils en ont été séparés secondairement par une croissance intercalaire localisée à la base de l'ovaire; ce serait cette même croissance intercalaire qui aurait provoqué la formation du gynophore. Mais s'il en était ainsi, les faisceaux placentaires auraient sans doute subi la même rupture et, d'autre part, on devrait retrouver dans le réceptacle les bases des faisceaux médians carpellaires, or il n'en est rien. Il semble donc plus vraisemblable d'admettre que les nervures médianes carpellaires ont commencé à se différencier à partir d'un niveau indéterminé de la paroi ovarienne ou du style, puis que la différenciation s'est étendue par la suite à la fois vers le haut et vers le bas. Cette différenciation vers le haut a été complète et semblable pour les trois cordons; vers le bas, au contraire, elle n'a été que partielle et s'est arrêtée dans le gynophore. Il est possible d'ailleurs que, dans une fleur plus âgée ou dans un jeune fruit, les faisceaux médians carpellaires complètement développés se reliaient aux autres traces florales.

Rinorea guianensis AUBL.

(Pl. I, fig. 7 à 11)

Des échantillons parfaitement conservés de ce *Rinorea* nous

ont permis d'en faire une étude complète. Le calice est formé de cinq sépales libres et semblables, se prolongeant sur le pédoncule par cinq côtes parenchymateuses très prononcées. Les cinq pétales parfaitement semblables sont, eux aussi, libres jusqu'à la base. Les étamines ont des filets très courts et libres. Sur la face externe et à la base de chacun d'eux, se trouve une glande charnue, triangulaire, à la pointe tournée vers le haut. Toutes ces glandes sont soudées les unes aux autres par leurs bases élargies. Chaque anthère est terminée, à son sommet, par deux appendices pointus; enfin, le connectif se prolonge en une écaille membraneuse, grande et obtuse. L'ovaire, couvert de longs poils serrés, est petit, arrondi et surmonté d'un style droit, terminé en pointe au sommet. La loge ovarienne simple est, à sa base, divisée en trois loges rudimentaires par des replis parenchymateux placentaires. Chaque placenta porte un seul ovule inséré vers le milieu de la hauteur de l'ovaire; mais, alors que les deux ovules antérieurs sont parfaitement anatropes et pendants dans la moitié inférieure de la loge ovarienne, le postérieur n'est que semi-anatrope et occupe la moitié supérieure de la cavité ovarienne. Ces trois ovules paraissent normalement constitués, pour autant qu'on en puisse juger sur du matériel d'herbier; cependant, dans la diagnose de *R. guianensis*, BLAKE (1924) signale que la capsule ne contient qu'une graine, ce qui laisse supposer que seul l'ovule postérieur évolue normalement.

Dans le réceptacle, l'appareil vasculaire se ramifie très régulièrement. L'anneau conducteur du pédoncule émet tout d'abord cinq branches qui donnent les nervures médianes des sépales, puis cinq autres branches, alternes avec les précédentes; chacune de celles-ci se trifurque bientôt pour donner, d'une part, la nervure principale d'un pétale et, d'autre part, les nervures latérales de deux sépales adjacents. Au niveau d'insertion de la corolle, chaque nervure principale se trifurque à nouveau pour donner dans le pétale correspondant une nervure médiane et deux latérales. Enfin, le cylindre central émet cinq nouvelles branches épisépales qui donneront les cordons staminaux, puis se résout en six faisceaux, dont trois constituent les nervures médianes carpellaires, et les trois autres, les nervures placentaires. Celles-ci vont jusqu'au sommet de l'ovaire où elles se terminent librement, dépassant ainsi le niveau d'insertion des ovules. On peut noter, d'ailleurs, que le cordon postérieur, correspondant à l'ovule semi-anatrope dressé, est un peu plus long et plus gros que les deux autres. Les trois nervures médianes carpellaires parcourent tout

PLANCHE I

FIG. 1 A 6. — *Rinorea physiphora*.

Fig. 1: Coupe N°66 passant par le gynophore où existent seuls les trois faisceaux placentaires; la position des sépales et des pétales a été reconstituée. — **Fig. 2:** Coupe N° 71 de la base de l'ovaire, montrant l'extrémité inférieure des trois faisceaux carpellaires; **cp2** est à l'état procambial. — **Fig. 3:** Coupe N° 95 passant par le milieu de l'ovaire et par les trois ovules horizontaux. — **Fig. 4:** Coupe N° 136 du sommet de l'ovaire. — **Fig. 5:** Coupe N° 151 passant par le milieu du style. — **Fig. 6:** Coupe N° 184 passant par le sommet des faisceaux stylaires, sous le stigmate (**Fig. 1 à 6:** x50).

FIG. 7 A 11. — *Rinorea guianensis*.

Fig. 7: Coupe N° 50 dans le sommet du réceptacle. — **Fig. 8:** Coupe N° 80 à la base de l'ovaire, montrant les deux ovules antérieurs apotropes descendants et l'anneau formé par les écailles staminales soudées. — **Fig. 9:** Coupe N° 110 dans la partie supérieure de l'ovaire, montrant l'ovule postérieur, semi-anatrope ascendant. — **Fig. 10:** Coupe N° 180 dans le style. — **Fig. 11:** Coupe N° 365 dans le stigmate où les trois faisceaux carpellaires se terminent (**Fig. 7 à 9:** x18, **Fig. 10 et 11:** x50).

FIG. 12 A 17. — *Rinorea Johnstonii*.

Fig. 12: Coupe N° 52 dans le réceptacle, montrant l'insertion du sépale antérieur **sal** en-dessous des autres, par suite de la disposition spiralée du calice, et les côtes prolongeant les sépales 4 et 5. — **Fig. 13:** Coupe N° 119 passant par le milieu de l'ovaire et montrant la régularité de la fleur, les crêtes des sépales latéraux et la soudure des filets staminiaux (Les ovules nombreux et insérés à différents niveaux n'ont pas été représentés). — **Fig. 14 à 17:** Coupes successives dans le stigmate montrant le renflement du faisceau antérieur à ce niveau. — **Fig. 14:** Coupe N° 494. — **Fig. 15:** Coupe N° 499. — **Fig. 16:** Coupe N° 503. — **Fig. 17:** Coupe N° 515. (**Fig. 12 et 13:** x14, **Fig. 14 à 17:** x20).

FIG. 18 A 22. — *Rinorea ilicifolia*.

Fig. 18: Coupe N° 81 passant au niveau de l'insertion des traces des sépales 1, 2 et 3 et montrant l'insertion spiralée de ceux-ci; la trace du sépale 1 comprend un faisceau médian **m** et deux faisceaux latéraux **l**; l'anneau conducteur pédonculaire est encore entier. — **Fig. 19:** Coupe N° 106 au sommet du réceptacle montrant l'insertion spiralée des sépales; le sépale antérieur **sal** est presque détaché et possède déjà de nombreuses nervures parallèles; les sépales **sl4** et **sl5** ne sont pas encore séparés du réceptacle; les traces pétalaires et staminales sont simples et régulièrement pentamères, les faisceaux du gynécée régulièrement trimères. — **Fig. 20:** Coupe N° 268, vers le milieu du style montrant la prépondérance du faisceau antérieur. — **Fig. 21:** Coupe N° 308 montrant la ramification de ce faisceau. — **Fig. 22:** Coupe N° 392 dans le stigmate passant par la terminaison des faisceaux (**Fig. 18 et 19:** x12, **Fig. 20 à 22:** x23).

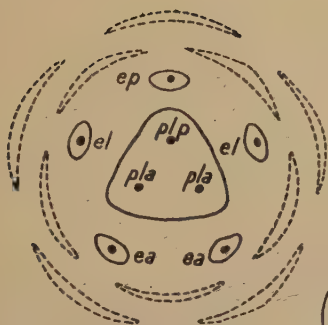


Fig. 1

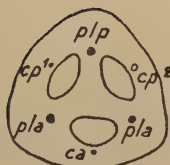


Fig. 2

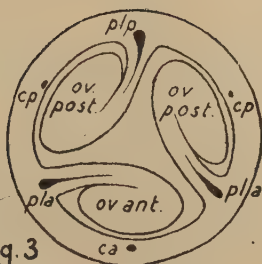


Fig. 3

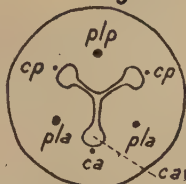


Fig. 4

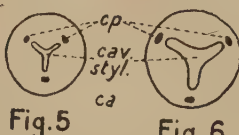


Fig. 5

Fig. 6

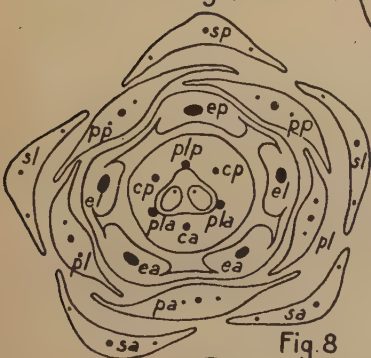


Fig. 8

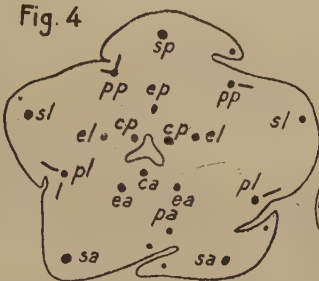


Fig. 7

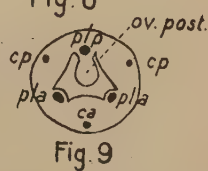


Fig. 9

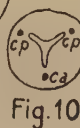


Fig. 10

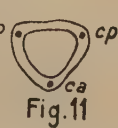


Fig. 11

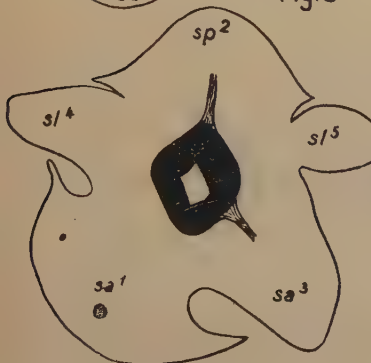


Fig. 12



Fig. 13



Fig. 14



Fig. 15



Fig. 16



Fig. 17

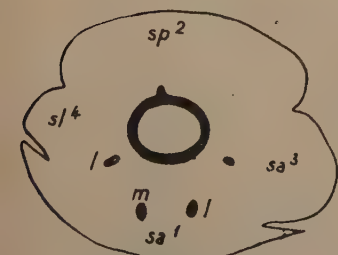


Fig. 18

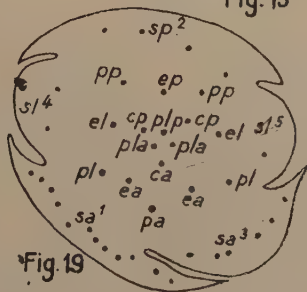


Fig. 19



Fig. 20



Fig. 21

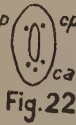


Fig. 22

l'ovaire sans ramifications, puis pénètrent toutes trois dans le style pour aller se terminer librement dans le stigmate.

Dans cette fleur, en apparence parfaitement actinomorphe, on voit donc apparaître dans l'ovaire un plan de symétrie bilatérale antéro-postérieur dû à la différence de structure et de position des ovules.

Rinorea Johnstonii BRANDT

(Pl. I, fig. 12 à 17)

La fleur de *R. Johnstonii* possède un calice formé de sépales courts, libres, disposés suivant une spirale, le sépale 1 étant inséré nettement au-dessous des autres. Ces sépales n'ont pas d'appendices, mais se prolongent sur le réceptacle, un peu en dessous de leur insertion, par de courtes côtes longitudinales. Ces côtes sont un peu plus développées pour les sépales 4 et 5 qui présentent d'ailleurs à la base une crête médio-dorsale. Les pétales sont égaux, libres jusqu'à la base, et dépassent peu le calice. Les étamines ont des filets courts, soudés sur toute leur longueur en un tube qui porte les anthères sessiles, insérées à la face interne du tube; les sacs polliniques sont écartés les uns des autres à la base par un connectif large, dont le dos porte, dans cette région, quelques poils, mais pas d'appendice nectarifère comme c'est le cas dans beaucoup de *Rinorea*. Les anthères sont surmontées par un petit appendice charnu et allongé; les connectifs se prolongent, de plus, en un deuxième appendice, charnu lui aussi, plus large et plus long que celui de l'anthère et dépassant même le style pour atteindre à peu près le niveau du sommet de la corolle. L'ovaire est petit, trigone, passant progressivement à un style droit, terminé par un stigmate indistinct. Dans la cavité ovarienne simple, chacun des trois placentas pariétaux porte deux ovules superposés, semblables.

Chacun des sépales est innervé par trois faisceaux irrégulièrement ramifiés. A la base, les faisceaux latéraux de deux sépales voisins se soudent en un cordon unique qui va se jeter dans le cylindre central indépendamment des nervures médianes. Seules les trois nervures du sépale 1 restent indépendantes jusqu'au cylindre central qu'elles atteignent plus bas que les autres traces sépalaires. A la base des pétales se trouvent trois nervures qui se soudent les unes aux autres dans le réceptacle et vont se joindre aux traces latérales des sépales. Vers le haut, ces nervures se ramifient dans le limbe élargi

du pétale. Chaque étamine est parcourue par une seule grosse nervure non ramifiée, qui prend naissance sur la nervure médiane du sépale correspondant et se termine au sommet de l'anthère, sans pénétrer ni dans l'un ni dans l'autre des appendices charnus qui surmontent l'étamine. A la base de l'ovaire, on trouve six faisceaux libéro-ligneux: trois gros placentaires et trois carpellaires plus grêles. Les trois placentaires se réunissent en un plexus sous-ovarien, formé de courtes trachées entrelacées, et relié plus bas au cylindre central du pédoncule par d'irrégulières anastomoses. Dans l'ovaire, les placentaires restent simples, n'envoyant de ramifications que dans les funicules; ils se terminent librement à la base du style. Les trois cordons carpellaires ne prennent pas part à la formation du plexus sous-ovarien, mais vont se relier indépendamment les uns des autres aux faisceaux les plus proches (étamines latérales et pétale antérieur). Dans la paroi ovarienne, ces cordons n'émettent que de faibles nervures secondaires, puis ils pénètrent dans le style qu'ils parcourent sans ramification jusque dans le stigmat. Ces trois cordons sont égaux, dans l'ovaire et le style; mais, au niveau du stigmat, le faisceau antérieur s'élargit en une petite masse d'éléments vasculaires courts et juxtaposés, alors que les faisceaux postérieurs se terminent un peu plus bas sans former de tête distincte.

Dans cette fleur de *R. Johnstonii*, on voit donc que le plan de symétrie antéro-postérieur n'est marqué que par une très légère inégalité entre l'extrémité des faisceaux stigmatiques. Par ailleurs, toutes les autres parties de la fleur sont régulières, à disposition spiralée pour le calice et cyclique pour les autres verticilles.

Rinorea ilicifolia (WELW.) O. KTZE.

(Pl. I, fig. 18 à 22 et Pl. II, fig. 1 et 2)

La fleur de *R. ilicifolia* est portée par un pédoncule qui s'élargit progressivement sous le calice, formant ainsi un réceptacle charnu de 1,2 mm. de long, au sommet duquel s'insèrent les différentes pièces florales. Les cinq sépales ne sont pas semblables: leur longueur va en croissant du sépale 1 au sépale 5, le premier mesurant 1,5 mm. alors que le dernier en a 2,5. De plus, le sépale 1 est inséré sur le réceptacle un peu plus bas que les quatre autres. La spirale sépalaire est donc ici assez étirée et non contractée en un pseudo-verticille comme c'est le cas habituel chez les Violacées. La disposition spiralée est encore accentuée par l'inégalité de taille des sépa-

les. Les cinq pétales sont semblables, dépassant peu le calice. Les cinq étamines ont leurs filets soudés en un court tube à la base. Chaque anthère se termine à la face ventrale par une petite écaille membraneuse, le connectif s'élargit dorsalement en une autre écaille membraneuse parallèle à la précédente et la dépassant. L'ovaire, un peu allongé, est surmonté d'un style droit terminé en pointe; il présente une cavité ovarienne unique avec trois placentas portant chacun deux ovules anatropes et subhorizontaux, superposés. Au fond de la cavité ovarienne, se trouve un petit mamelon de parenchyme situé dans le prolongement de l'axe floral et relié, à sa base, aux placentas par trois replis parenchymateux qui délimitent ainsi trois loges rudimentaires.

Du point de vue anatomique, le calice présente une structure très particulière. Chaque sépale est parcouru dans toute sa longueur par 10 à 15 nervures parallèles; chacune de ces nervures est formée par un faisceau libéro-ligneux assez petit entouré, principalement à la face externe, d'une épaisse gaine de sclérenchyme. Au niveau d'insertion des sépales, ces nervures se relient irrégulièrement les unes aux autres pour constituer finalement une seule nervure médiane qui va se jeter dans l'anneau conducteur du réceptacle. Dans le sépale 1, cependant, les nervures se réunissent à la base en trois nervures au lieu d'une seule, qui vont se jeter indépendamment les unes des autres dans le cylindre central. Un peu au-dessus du niveau d'insertion des traces sépalaires sur l'anneau conducteur, celui-ci émet cinq branches alternes avec les nervures médianes sépalaires et qui sont les traces des pétales, celles-ci se trifurquent au niveau d'insertion morphologique des pétales, de sorte que chacun d'eux est parcouru dans toute sa longueur par trois nervures peu ramifiées. Les traces staminales quittent le cylindre central à peu près au même niveau que les traces pétalaires et pénètrent sans ramification dans les étamines. Un peu plus haut, l'anneau conducteur se dissocie en six branches, trois se dirigent vers l'extérieur et constituent les nervures médianes des carpelles, les trois autres se rapprochent d'abord l'une de l'autre vers le centre, puis se rendent dans les placentas qu'elles suivent jusqu'au sommet de l'ovaire en donnant de petits rameaux à chaque ovule. Les nervures médianes carpellaires parcourent sans ramification la paroi ovarienne et pénètrent toutes trois dans le style. Mais, alors que dans l'ovaire ces trois nervures sont semblables, dès la base du style, la nervure antérieure devient plus forte que les deux autres; vers le tiers supérieur du style, le faisceau

antérieur se ramifie en trois branches qui vont jusque dans le stigmate, où elles se terminent à peu près au même niveau que les nervures postérieures restées simples.

La fleur de *R. ilicifolia* est donc caractérisée, d'une part, par la structure très particulière des sépales inégaux, insérés en spirale et parcourus par des nervures parallèles engainées de sclérenchyme et, d'autre part, par la symétrie bilatérale antéro-postérieure qui apparaît seulement dans l'anatomie du style et du stigmate.

Rinorea rubrotincta CHIPP.

(Pl. II, fig. 3 à 8)

Comme dans l'espèce précédente, le réceptacle de *R. rubrotincta* est formé par un élargissement charnu et assez long du pédoncule. Les sépales sont sensiblement égaux, petits, insérés tous les cinq au même niveau et libres jusqu'à la base. Les cinq pétales eux aussi sont tous semblables et libres, dépassant assez longuement le calice. L'androcée présente un tube staminal très développé dont le bord supérieur libre présente quatre lobes disposés symétriquement par rapport au plan antéro-postérieur de la fleur: deux lobes postérieurs petits et deux lobes antérieurs plus grands. Les parties libres des cinq filets se détachent du tube staminal vers le tiers supérieur de sa face interne. Elles sont très courtes et terminées par les anthères. Chaque connectif se termine par une écaille membraneuse dressée; en outre, chaque anthère porte à son sommet une deuxième écaille, plus petite que la précédente, et recourbée vers l'intérieur de la fleur de façon à venir appliquer sa face dorsale sur le stigmate, tout au moins dans le bouton. Le gynécée est formé d'un ovaire petit, globuleux, porté par un court gynophore; le style est long et droit; le stigmate n'est pas distinct morphologiquement. La cavité ovarienne simple est bordée par trois placentas portant chacun un ovule anatrope dressé.

Les sépales reçoivent chacun trois cordons conducteurs: un médian et deux latéraux; les nervures latérales de deux sépales voisins se soudent l'une à l'autre avant de se relier au cylindre central. Ces trois nervures sépalaires sont peu ramifiées dans le sépale. Chaque pétale reçoit un seul cordon qui, dès la base, se ramifie irrégulièrement. Les étamines sont alimentées par un faisceau simple qui passe directement dans le filet sans émettre de ramification propre au tube staminal.

PLANCHE II

FIG. 1 ET 2. — *Rinorea ilicifolia*.

Fig. 1: Coupe N° 173 passant vers le milieu de l'ovaire, montrant la nervation parallèle des sépales; le sépale antérieur *sal* est coupé peu en-dessous de son extrémité; les pétales semblables sont trinerviés; les 3 faisceaux carpellaires et les ovules sont semblables. — Fig. 2: Coupe N° 132 du gynécée et de l'androcée, montrant la soudure des filets staminaux à la base, et la division de l'ovaire à sa base en 3 loges par des cloisons placentaires. (Fig. 1 et 2: x15).

FIG. 3 A 8. — *Rinorea rubrotincta*.

Fig. 3: Coupe N° 54 à la base du réceptacle montrant la séparation régulière des traces du périanthe et de l'androcée, les 3 faisceaux carpellaires qui vont se relier aux traces staminales et les 3 cordons placentaires allant se réunir au centre pour former le plexus sous-ovarien. — Fig. 4: Coupe N° 65 passant peu au-dessus du niveau d'insertion des pièces florales et montrant le tube staminal *ts* réunissant les 5 étamines et le gynophore au milieu duquel se trouve le plexus sous-ovarien *pl*. — Fig. 5: Coupe N° 115 passant par le milieu de l'ovaire, montrant la nervation des carpelles. — Fig. 6: Coupe N° 185 passant à la base du style et montrant le tube staminal dissocié en 4 lobes symétriques à l'intérieur desquels se trouvent les filets staminaux; dans le style, la nervure antérieure *ca* est un peu plus grosse que les deux autres. — Fig. 7: Coupe N° 278 du style montrant la différence de plus en plus forte entre les 3 nervures carpellaires. — Fig. 8: Coupe N° 318 dans le stigmate montrant la dichotomie du faisceau carpellaire antérieur au-dessous des 2 postérieurs (Fig. 3 à 6: x18; Fig. 7 et 8: x24).

FIG. 9 A 11. — *Rinorea Elliotii*.

Fig. 9: Coupe N° 110 passant au milieu de l'ovaire, montrant l'ovaire petit, avec ses trois ovules, entouré par le tube staminal épais et les sépales très charnus. — Fig. 10: Coupe N° 168 du milieu du style, montrant l'unique faisceau antérieur. — Fig. 11: Coupe N° 205 au sommet du style montrant l'excentricité de la cavité stylaire et l'épaississement terminal du faisceau libéro-ligneux (Fig. 9: x18; Fig. 10 et 11: x24).

FIG. 12 A 17. — *Rinorea brachypetala*.

Fig. 12: Coupe N° 43 passant par la base du réceptacle et montrant l'insertion spiralée des sépales et la séparation des traces florales. — Fig. 13: Coupe N° 64 passant par le gynophore où les six faisceaux du pistil sont indépendants. — Fig. 14: Coupe N° 109 dans l'ovaire, montrant 3 des ovules, la paroi ovarienne épaisse dans laquelle les faisceaux placentaires sont simples alors que les nervures carpellaires sont abondamment ramifiées et anastomosées à l'extérieur des placentas. — Fig. 15: Coupe N° 184 du sommet de l'ovaire montrant les ramifications des placentaires et leurs anastomoses avec les carpellaires. — Fig. 16: Coupe N° 350 du milieu du style montrant l'unique nervure antérieure et la cavité stylaire presque oblitérée. — Fig. 17: Coupe N° 475 du stigmate montrant la terminaison simple du faisceau stylaire (Fig. 12 à 15: x14; Fig. 16 et 17: x23).

FIG. 18. — *Glæospermum sphaerocarpum*.

Coupe N° 64 passant par le petit plexus sous-ovarien *plex* où se réunissent les faisceaux placentaires. Les faisceaux carpellaires *ca*, *cp* n'y prennent aucune part, mais vont se relier aux autres traces florales directement (x22).

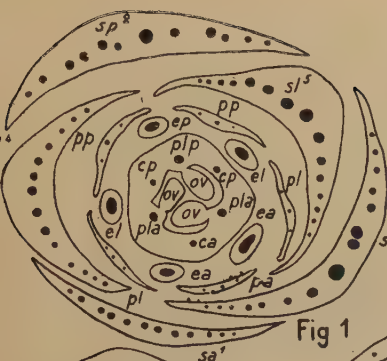


Fig. 1

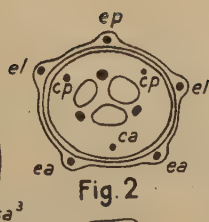


Fig. 2

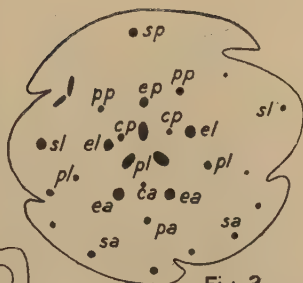


Fig. 3

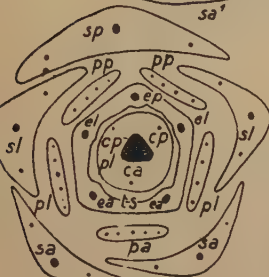


Fig. 4

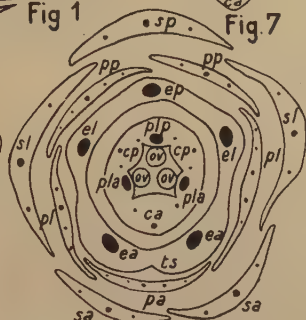


Fig. 5



Fig. 6

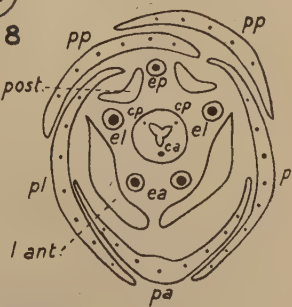


Fig. 7



Fig. 8



Fig. 9



Fig. 10

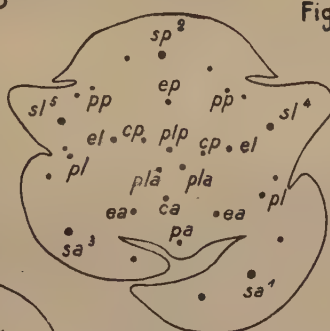


Fig. 11



Fig. 12



Fig. 13

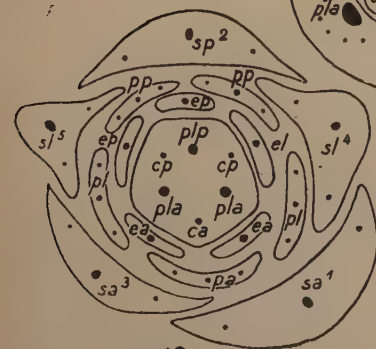


Fig. 14

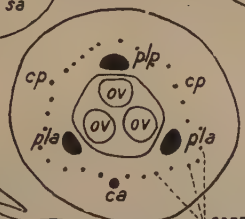


Fig. 15

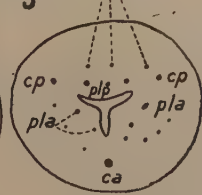


Fig. 16

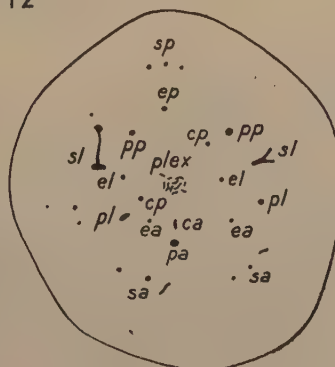


Fig. 17



Fig. 18

Chaque carpelle présente trois nervures: une médiane et deux latérales peu ramifiées. A la base de l'ovaire, les nervures latérales de chaque carpelle se réunissent à la nervure médiane correspondante. Au sommet, au contraire, elles s'éteignent librement et seules pénètrent dans le style les trois nervures médianes carpellaires; mais, dès la base du style, ces trois nervures apparaissent d'importance inégale: l'antérieure étant beaucoup plus grosse que les deux autres. Cette dissemblance s'accroît encore au sommet du style où les deux nervures postérieures s'éteignent un peu en dessous de la nervure antérieure qui est bifurquée dans le stigmate. Les placentas sont parcourus chacun par un gros cordon simple, terminé librement au sommet de l'ovaire. Sous la loge ovarienne, ces trois cordons se réunissent en un plexus bien développé, situé dans le gynophore, puis se séparent de nouveau, un peu plus bas, pour aller se souder aux traces des autres pièces florales.

La fleur de *R. rubrotincta* est donc intéressante parce qu'elle montre une symétrie bilatérale très nette qui intéresse le style et le tube staminal, les autres parties de la fleur étant, par ailleurs, parfaitement actinomorphes.

Rinorea Elliotii ENGL.

(Pl. II, fig. 9 à 11)

Chez *R. Elliotii*, le calice montre cinq sépales un peu inégaux à disposition nettement spiralée comme chez *R. ilicifolia*; la taille des sépales va en croissant légèrement du sépale 1 au sépale 5, et le sépale 1 est inséré plus bas que les autres sur le réceptacle. Les sépales externes sont larges, les internes plus étroits mais plus épais. Ils sont tous libres jusqu'à la base. Les pétales qui dépassent le calice, sont parfaitement semblables et libres. Les filets staminaux sont épais et courts, soudés les uns aux autres dans leur moitié inférieure en un tube staminal sans bord libre; ils portent des anthères allongées et sans appendice. Le connectif se termine par une écaille membraneuse dressée, insérée vers le milieu de la face dorsale des anthères et les dépassant. L'ovaire est très petit, globuleux, surmonté par un style droit, assez long, sans stigmate distinct. La cavité ovarienne simple est remplie par trois ovules semblables insérés sur les trois placentas pariétaux. Dans le sommet du style, la paroi antérieure est plus épaisse que les autres, de sorte que la cavité stylaire est excentrique,

La structure anatomique du réceptacle ne présente pas de particularités remarquables. Les cinq sépales reçoivent chacun trois cordons issus du cylindre central à des niveaux différents, par suite de la disposition spiralée du calice. Chacun des cinq pétales n'a qu'une seule trace qui se trifurque à la base du pétale, puis se ramifie irrégulièrement. Chaque étamine a un faisceau simple. Dans l'ovaire, les faisceaux placentaires, peu développés, dépassent à peine le niveau d'insertion des ovules et vont se souder indépendamment les uns des autres aux traces des pétales latéraux et de l'étamine postérieure; chaque carpelle n'a qu'une nervure médiane sans nervure latérale, mais il existe une dissymétrie considérable entre ces trois nervures carpellaires. Les deux nervures postérieures, en effet, s'éteignent dès la base du style; la nervure antérieure y pénètre seule, le parcourt de bout en bout sans ramification, et va se terminer dans le stigmate par une masse globuleuse de trachéides courtes entrelacées.

La fleur de *R. Elliotii* nous montre donc une structure du style analogue à celle que nous retrouverons dans les *Viola* et dans les principaux genres à fleurs zygomorphes, où la nervure antérieure existe seule dans le style; mais ici cette structure nettement zygomorphe du style existe dans une fleur dont tous les autres cycles, même l'androcée, sont réguliers.

Rinorea brachypetala O. KTZE.

(Pl. II, fig. 12 à 17)

La fleur étudiée est assez avancée pour que la corolle et l'androcée soient déjà desséchés, et plus ou moins écrasés entre le calice persistant et le jeune fruit par suite de l'augmentation de diamètre de celui-ci.

Les cinq sépales sont insérés suivant une spirale aplatie mais cependant distincte. Leur longueur va en croissant assez régulièrement du sépale 1 au sépale 5. Aucun d'eux ne présente d'appendice. La corolle est formée de cinq pétales libres jusqu'à la base, égaux et dépassant assez longuement le calice, en se recourbant vers l'extérieur au sommet. Les cinq étamines semblent avoir, sur cet échantillon, des filets libres. Mais, en réalité, la diagnose de cette espèce indique que les filets sont soudés en tube sur toute leur longueur. Il est vraisemblable que la séparation des cinq étamines est dûe, dans le cas présent, au développement du jeune fruit, qui a dissocié l'androcée. Les anthères, grandes et allongées, portent à leur som-

met une écaille membraneuse assez grande. L'ovaire est globuleux, terminé par un style droit à stigmate indistinct. Les parois en sont épaisses et charnues. La cavité ovarienne se termine un peu au-dessus du niveau d'insertion du gynécée sur le réceptacle de sorte que l'ovaire est porté par un gynophore de 0,15 mm. de long analogue à celui que nous avons décrit chez *R. physiphora*. Chacun des trois placentas porte deux ovules insérés à peu près au milieu de l'ovaire, l'un dressé, l'autre pendant.

Chaque sépale reçoit à sa base trois cordons qui se ramifient peu dans le limbe sépalaire. Dans le réceptacle, chacun des trois faisceaux d'un même sépale garde son individualité jusqu'au cylindre central et, par suite de la disposition spirallée du calice, les différents cordons sépalaires s'insèrent à des hauteurs différentes. Les pétales ont aussi trois nervures à leur base, mais les trois nervures d'un même pétale se soudent en un seul cordon avant d'aller s'incorporer dans le cylindre central. Dans le limbe, les trois nervures se ramifient irrégulièrement. Les étamines reçoivent chacune une seule grosse nervure qui se termine au sommet de l'anthère et qui, vers le bas, pénètre dans le cylindre central indépendamment des traces sépalaires. Dans le gynophore on trouve six cordons: trois externes petits qui sont les nervures carpellaires, et trois internes plus gros qui sont les placentaires. Ces six cordons proviennent directement de l'extrémité du cylindre central du réceptacle; il n'existe pas ici de plexus sous-ovarien. Les grosses nervures placentaires ne sont pas ramifiées dans la paroi ovarienne; elles atteignent le sommet de l'ovaire où elles se divisent et s'anastomosent irrégulièrement avec les nervures carpellaires. Les trois nervures carpellaires, au contraire, sont abondamment ramifiées dans la paroi charnue de l'ovaire et les ramifications de deux carpelles voisins s'anastomosent entre elles dans le parenchyme extérieur aux faisceaux placentaires. Au sommet de l'ovaire, les deux nervures postérieures se terminent librement ainsi que toutes les nervures secondaires et les ramifications des nervures placentaires. La nervure médiane du carpelle antérieur pénètre donc seule dans le style. Cet unique cordon stylaire ne se ramifie pas et se termine en pointe au niveau du stigmate.

Le *R. brachypetala* a donc une fleur actinomorphe dans toutes ses parties sauf le style où la nervure antérieure existe seule. Cette fleur est donc du même type général que celle de l'espèce précédente.

*
**

L'étude de ces quelques espèces de *Rinorea* montre donc qu'il existe d'assez grandes variations de structure dans ce genre. A côté d'espèces parfaitement actinomorphes, telles que *R. physiphora* ou *R. Johnstonii*, on en trouve d'autres où le plan de symétrie antéro-postérieur est nettement marqué, soit seulement dans le style et le stigmate: *R. ilicifolia*, *R. Elliotii*, soit à la fois dans le style et dans l'androcée: *R. rubrotincta*. C'est donc à tort que l'on considère le genre *Rinorea* comme type de la tribu des *Rinoreae*, si celle-ci est caractérisée par la régularité de la fleur. Ce genre semble bien plutôt être un groupe de transition où se rencontrent des types actinomorphes et des types zygomorphes. Comme le caractère d'actinomorphic ou de zygomorphic florale est un caractère évolutif essentiel, et comme la zygomorphic ne se traduit en général chez les *Rinorea* que dans l'anatomie du style, il semble bien qu'il y aurait intérêt à baser une classification naturelle des *Rinorea* sur ce caractère. Mais nous n'avons pu étudier qu'un trop petit nombre d'espèces pour tenter d'établir une telle classification et, de plus, tous les genres africains étudiés appartenaient à la même section des *Violanthus* d'ENGLER. De cette étude, nous retiendrons donc seulement les faits essentiels suivants:

1° Dans le genre *Rinorea* il y a des fleurs actinomorphes et des fleurs zygomorphes;

2° Dans les fleurs peu zygomorphes, la zygomorphic n'existe que dans le stigmate; dans les fleurs plus zygomorphes, elle atteint le style et l'androcée; mais jamais la corolle.

Nous verrons, après avoir étudié les autres genres de la famille, les conclusions que l'on peut tirer de ces observations.

Gloeospermum Trian. et Planch.

Le genre *Gloeospermum* ne comprend que cinq ou six espèces de l'Amérique tropicale. Nous n'avons étudié que l'espèce la plus répandue: *Gl. sphaerocarpum* TRIAN. et PLANCH.

Gloeospermum sphaerocarpum TRIAN. et PLANCH.

(Pl. II, fig. 18 et Pl. III, fig. 1 à 3)

Dans cette espèce, la fleur est portée par un pédoncule qui s'élargit progressivement au sommet en un réceptacle hémis-

sphérique et charnu. Les cinq sépales sont épais, sans appendices et libres jusqu'à la base. Les cinq pétales, eux aussi libres jusqu'à la base et semblables entre eux, sont minces et foliacés à la partie inférieure, épais et charnus dans la partie supérieure qui dépasse les sépales. Les étamines ont des filets peu développés, soudés à la base en un très court tube staminal, et portent, au-dessus des loges polliniques, des écailles membraneuses assez grandes. L'ovaire, trimère et uniloculaire, a des placentas multiovulés; sa cavité, se prolongeant vers le bas un peu au-dessous du niveau de soudure des pièces florales externes, le rend partiellement infère. Le style est droit, charnu à la base, membraneux au sommet et terminé en pointe.

Dans le réceptacle, on trouve un anneau conducteur formé par une dizaine de cordons plus ou moins distincts les uns des autres, qui donnent directement, ou après des ramifications d'aspect irrégulier, les traces qui alimentent les pièces florales. Chaque sépale est parcouru par une nervure médiane et par un nombre variable (2 à 5) de faibles nervures latérales fréquemment ramifiées; ces nervures sont reliées irrégulièrement dans le réceptacle aux autres cordons floraux. Les pétales reçoivent chacun cinq cordons conducteurs qui se ramifient bientôt abondamment. Les étamines ont une seule nervure se terminant peu au-dessous du sommet des loges polliniques. L'ovaire ne montre, dans toute sa longueur, que trois cordons interplacentaires semblables et non ramifiés, issus directement des cordons du pédoncule. Dans la partie libre de l'ovaire, les placentas n'ont pas de faisceau conducteur différencié, mais la fleur étudiée était un bouton encore jeune. C'est seulement dans la région où l'ovaire est infère que l'on trouve trois cordons placentaires rudimentaires qui se réunissent sous la cavité ovarienne en un petit plexus irrégulièrement relié aux autres traces florales. Le style, dans lequel pénètrent les trois nervures carpellaires, présente à sa base une section circulaire et, dans cette région, le canal stylaire est lui aussi circulaire; mais, vers le milieu du style, le canal s'allonge dans le sens antéro-postérieur et l'un des cordons latéro-postérieurs devient exactement postérieur, l'autre étant rejeté latéralement. Au sommet du style, les trois cordons se terminent sans ramification à peu près au même niveau. L'ensemble des faisceaux carpellaires n'est donc pas exactement symétrique mais présente, dès la base du pistil, une torsion qui amène finalement l'un des faisceaux carpellaires latéraux à devenir postérieur et l'autre à se rapprocher

du faisceau antérieur. Il est possible que ce ne soit là qu'une structure accidentelle mais nous n'avons pas pu observer une autre fleur pour le vérifier.

La fleur de *Gloeospermum sphaerocarpum* est donc caractérisée par son ovaire partiellement infère, et par son actinomorphic à peine altérée au sommet du style.

Melicytus Forst.

Le genre *Melicytus*, localisé presque exclusivement en Nouvelle-Zélande, comprend quatre espèces arborescentes dont les fleurs, petites, sont régulières et unisexuées, mais présentent toujours des rudiments des organes sexuels non fonctionnels.

Nous avons pu étudier deux espèces de ce genre: *M. macrophyllus* CUNNIGH. et *M. lanceolatus* HOOK. f.

Melicytus macrophyllus CUNNIGH.

(Pl. III, fig. 4 et 5)

Dans cette espèce, les sépales sont égaux, allongés, aigus, sans appendices; les pétales, environ deux fois plus longs que les sépales, sont recourbés vers l'extérieur à leur extrémité. Les sépales, les pétales et les filets staminaux sont soudés à la base en un court tube commun entourant l'ovaire. C'est au sommet de ce tube que sont insérées les anthères allongées, qui portent, vers le quart inférieur de leur face dorsale, une écaille arrondie plus courte qu'elles. En outre, chaque anthère est surmontée par une écaille de connectif très courte et pointue. Les loges polliniques ont des assises mécaniques bien différenciées et contiennent encore de nombreux grains de pollen ovoïdes et paraissant normalement constitués. Le gynécée est formé par un ovaire petit, mais où les trois placentas portent plusieurs ovules paraissant normaux. Le style est court, droit, terminé en pointe et ne dépasse pas le tube de la corolle.

La structure anatomique est très simple: sépales, pétales et étamines sont parcourus chacun par une seule nervure médiane non ramifiée. Dans le gynécée, on trouve trois faisceaux médians carpellaires qui parcourent l'ovaire sans se diviser; ils pénètrent tous trois dans le style et se terminent à peu près au même niveau sous le stigmate. Il n'y a pas de faisceau placentaire différencié.

PLANCHE III

FIG. 1 A 3. — *Glœospermum sphaerocarpum*.

Fig. 1: Coupe N° 72 passant par l'ovaire infère; seul un des placentas antérieurs a encore un faisceau. — Fig. 2: Coupe N° 98 passant au niveau des derniers ovules et montrant les placentas sans faisceaux, le tube staminal et les sépales charnus. — Fig. 3: Coupe N° 197 au sommet du style, au-dessus des sépales, montrant les sépales charnus et les 3 nervures stylaires dissymétriques au voisinage de leur extrémité. (Fig. 1 à 3: x22).

FIG. 4 ET 5. — *Melicytus macrophyllus*.

Fig. 4: Coupe N° 54 passant par l'ovaire et montrant le tube formé par les bases des sépales, pétales et étamines, où les traces simples sont régulièrement disposées, l'ovaire comporte seulement les 3 faisceaux carpellaires. — Fig. 5: Coupe N° 70 du pistil, sous le stigmate, les 3 faisceaux carpellaires sont égaux et semblables (Fig. 4 et 5: x24).

FIG. 6 A 9. — *Melicytus lanceolatus*.

Fig. 6: Coupe N° 16 dans le réceptacle, montrant les traces de l'enveloppe florale et de l'androcée régulièrement disposées, les traces sépalaires et staminales étant confondues. (sea, sel, sep); au centre 5 petits faisceaux carpellaires; 1, 2 et 3 se prolongent dans l'ovaire; 4 et 5 n'existent que dans le réceptacle. — Fig. 7: Coupe N° 41 passant par la base de l'ovaire infère et montrant les 3 placentas sans faisceau et portant des ovules rudimentaires; seuls les faisceaux 1, 2 et 3 persistent à ce niveau. — Fig. 8: Coupe N° 74 passant par le tube formé par le calice et la corolle et sur lequel sont soudées les anthères; au centre, le style, sans appareil vasculaire. — Fig. 9: Partie postérieure de la coupe N° 90 passant juste au-dessus du tube formé par les pièces externes et montrant l'insertion de l'écaille dorsale staminale *ec* au niveau de séparation des sépales, pétales et étamines (Fig. 6 à 9: x24).

FIG. 10 A 14. — *Hymenanthera chathamica*.

Fig. 10: Coupe N° 44 dans le réceptacle montrant les traces florales simples et les 2 faisceaux carpellaires. — Fig. 11: Coupe N° 71 passant par le milieu de l'ovaire où l'on voit les 2 placentas stériles et les 2 nervures carpellaires; pétales et étamines sont soudés en un tube d'où les sépales sont déjà séparés. — Fig. 12: Coupe N° 130 montrant les étamines isolées avec leurs écailles dorsales et les 2 lèvres stigmatiques *l. stig. a.* et *l. stig. p.* — Fig. 13: Coupe N° 87 du style parcouru par les 2 faisceaux carpellaires. — Fig. 14: Coupe N° 102 passant par la base des 2 lèvres stigmatiques où se prolongent les 2 nervures précédentes. (Fig. 10 à 12: x18; Fig. 13 à 14: x24).

FIG. 15 A 17. — *Hymenanthera Banksii*.

Fig. 15: Coupe N° 29 passant dans le réceptacle et montrant la trimérie morphologique et anatomique due à la séparation précoce des faisceaux sépalaires antérieurs et postérieur, et l'ovaire infère, où on ne voit qu'un seul faisceau placentaire 1 qui se termine librement sur la coupe précédente. — Fig. 16: Coupe N° 35 montrant les 3 replis parenchymateux reliant l'ovaire bicarpellé au tube formé par les pièces externes; les placentas sont rudimentaires et stériles mais possèdent chacun une petite nervure à ce niveau. — Fig. 17: Coupe N° 54 passant par la base du style où se prolongent les deux faisceaux carpellaires, les anthères sont insérées directement sur le tube des pièces externes (Fig. 15 à 17: x18).

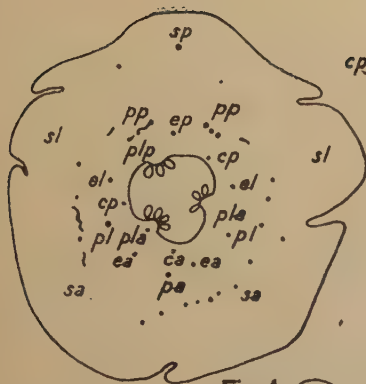


Fig. 1

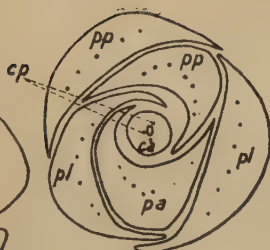


Fig. 3



Fig. 2

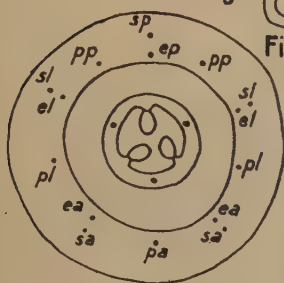


Fig. 4



Fig. 5

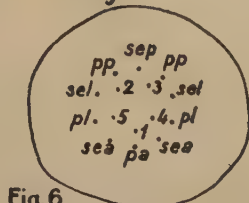


Fig. 6

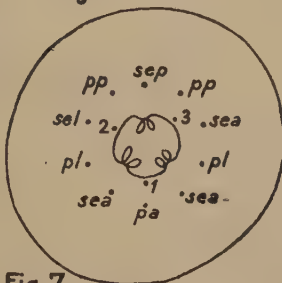


Fig. 7

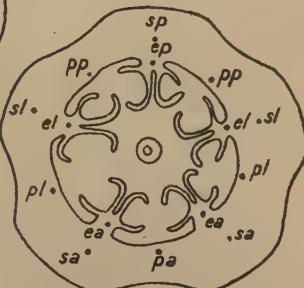


Fig. 8

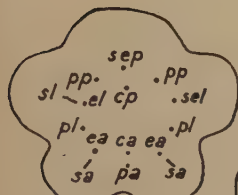


Fig. 10

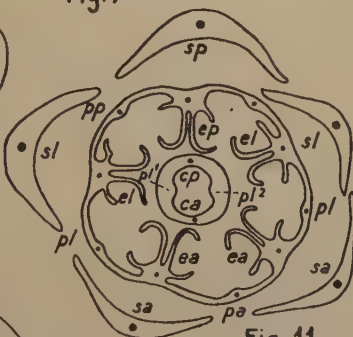


Fig. 11

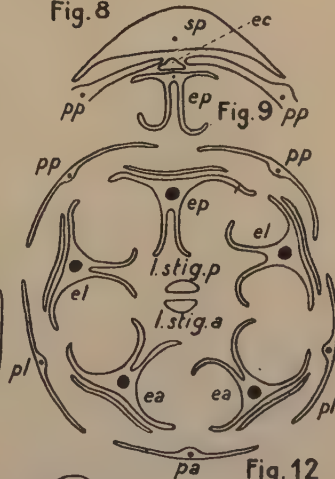


Fig. 9

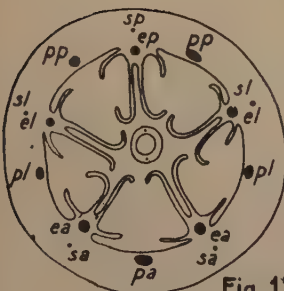


Fig. 17

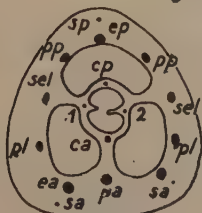


Fig. 16

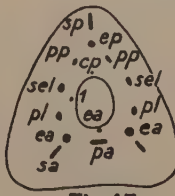


Fig. 15



Fig. 13



Fig. 14

Cette fleur semble donc être hermaphrodite et non unisexuée, comme on l'admet généralement; mais, sur un échantillon d'herbier, il est difficile de savoir si les grains de pollen et les ovules sont susceptibles de développement. Ici, l'absence de faisceau placentaire peut laisser supposer que cette fleur est physiologiquement mâle. Quoi-qu'il en soit, le gynécée, même non fonctionnel, montre une régularité parfaite et cette fleur est donc actinomorphe dans toutes ses parties.

Melicytus lanceolatus Hook. F.

(Pl. III, fig. 6 à 9)

Comme dans l'espèce précédente, les pièces du périanthe et de l'androcée, sont soudées à la base. Les sépales sont, ici encore, égaux, étroits et allongés; les pétales, qui les dépassent, sont recourbés vers l'extérieur à leur sommet. Les anthères sont sessiles sur le tube commun, elle portent un appendice dorsal allongé prenant naissance au niveau d'insertion de l'anthère sur la corolle. Chaque anthère est surmontée par une écaille allongée, pointue, et contient des grains de pollen bien constitués. Au centre de la fleur, se trouve un gynécée atrophié dont l'ovaire, très petit, montre des placentas à peine différenciés où les ovules ne sont représentés que par quelques mamelons cellulaires. La cavité ovarienne se prolonge un peu en-dessous de la soudure de l'ovaire avec le tube des pièces externes et tend ainsi à rendre cet ovaire partiellement infère. Le style est très court et droit, obscurément trilobé à sa partie supérieure. Cette fleur est donc évidemment mâle, le gynécée, quoique présent, n'étant certainement pas fonctionnel.

Ici encore, l'anatomie du périanthe et de l'androcée est extrêmement simple, chaque pièce de ces cycles étant innervée par un unique faisceau libéro-ligneux médian. Dans l'ovaire, on ne trouve que trois petits cordons interplacentaires représentant les trois cordons médians carpellaires; vers le haut, ces trois cordons se terminent bientôt sans pénétrer dans le style; vers le bas, ils s'écartent peu à peu pour aller se joindre aux nervures des pièces externes. Au niveau du fond de la cavité ovarienne, le réceptacle montre donc des traces florales nettement distinctes et disposées en un anneau conducteur, à l'intérieur duquel se trouvent les trois cordons carpeellaires; mais, un peu en-dessous du fond de la loge ovarienne, on trouve bientôt un quatrième, puis un cinquième faisceau, situés dans le parenchyme intérieur entre le faisceau

carpellaire antérieur, d'une part, et chacun des deux faisceaux latéro-postérieurs, d'autre part. Vers le haut, ces deux cordons supplémentaires se prolongent par un cordon procambial qui se termine librement dans le parenchyme sous-ovarien. Vers le bas, ils vont se souder aux autres traces florales comme les trois premiers cordons carpellaires. Etant donnée cette disposition, il semble logique d'interpréter ces deux cordons supplémentaires comme les nervures médianes rudimentaires de deux carpelles, ces nervures étant contenues tout entières dans le réceptacle. On aurait donc ici cinq carpelles, n'ayant que leur nervure médiane, dont trois, l'antérieur et les deux postérieurs, sont rudimentaires mais cependant individualisés et deux, les latéraux, ne sont reconnaissables que par un petit cordon dans le réceptacle et ne semblent pas prendre part morphologiquement à la constitution de l'ovaire. Du fait de l'inégalité de développement de ces cinq cordons carpellaires, ceux-ci ne sont pas disposés régulièrement par rapport aux autres traces florales. Cependant, ils semblent s'insérer en général entre les cordons sépalo-staminaux, d'une part, et pétalaires, d'autre part, et non en face de l'un ou de l'autre de ceux-ci. L'existence de cinq cordons carpellaires dans cette fleur mâle de *Melicytus* n'est pas surprenante puisque, dans les fleurs femelles du même genre, le nombre des carpelles peut varier de trois à cinq. Il ne nous a malheureusement pas été possible d'étudier de fleurs femelles de *M. lanceolatus* pour observer avec plus de précision les rapports de position entre les carpelles et les autres pièces florales et l'existence éventuelle de carpelles rudimentaires.

La fleur des *Melicytus* est donc remarquable par son actinomorphie parfaite et par les réductions de son gynécée. Celui-ci semble être primitivement pentamère comme les autres cycles floraux; mais les deux carpelles latéraux peuvent disparaître plus ou moins complètement donnant ainsi un gynécée trimère, qui peut lui-même s'atrophier dans les fleurs mâles. Le genre *Melicytus* peut donc être considéré comme un genre de transition entre les formes à gynécée isomère des autres cycles et le type à gynécée trimère habituel chez les Violacées.

Hymenanthera R. Brown.

Nous avons pu étudier deux des cinq espèces néo-zélandaises et australiennes qui constituent ce genre: *H. chathamica* F. v.

MÜLL. = *H. novae-zealandicae* HENSLEY, et *H. dentata* R. BR. =
H. Banksii F. v. MÜLL.

Hymenanthera chathamica F. v. MÜLL.

(Pl. III, fig. 10 à 14)

A la base de la fleur, sépales, pétales et étamines sont soudés en un court tube commun qui entoure le gynécée. Les sépales deviennent libres à environ 0,1 mm. au-dessus de la base du tube, les pétales et les étamines 0,2 mm. plus haut. Les sépales sont petits, arrondis, tous semblables. Les pétales dépassent assez longuement le calice, ils sont semblables les uns aux autres et recourbés vers l'extérieur au sommet. Les anthères sont sessiles, les sacs polliniques étant fixés directement sur presque toute la longueur du tube de la corolle. Au-dessus du niveau où les anthères se séparent du tube de la corolle, elles portent extérieurement un appendice lamelleux, dressé, sans doute nectarifère, plus court que les sacs polliniques; en outre, au sommet de l'anthère, le connectif se prolonge en une écaille membraneuse allongée; à quelque distance de leur base, vers leur tiers inférieur, les écailles de toutes les étamines sont soudées latéralement les unes aux autres formant ainsi un court tube membraneux staminal, entourant les anthères, puis elles redeviennent libres plus haut. C'est cette membrane tubulaire des étamines qui a d'ailleurs valu son nom au genre. L'ovaire ne présente pas, comme dans la majorité des Violacées, trois carpelles, mais deux seulement, situés dans le plan antéro-postérieur. Ces deux carpelles ouverts forment une cavité ovarienne simple, pourvue de deux placentas latéraux. Dans la fleur étudiée, chaque placenta ne porte à son sommet qu'un ovule rudimentaire. Cette fleur est donc physiologiquement mâle, son pistil, quoique bien constitué, n'étant pas fertile. MELCHIOR, d'ailleurs, signale dans ce genre l'existence de fleurs unisexuées par avortement. Le style est droit, allongé; le stigmate est formé par deux longues lèvres accolées l'une à l'autre et situées dans le plan antéro-postérieur; elles prolongent par conséquent chacun des carpelles.

La structure anatomique de cette fleur est particulièrement simple, chacune des pièces florales n'étant parcourue dans toute sa longueur que par un seul cordon conducteur non ramifié. On trouve donc dans le réceptacle dix cordons conducteurs régulièrement distribués, cinq d'entre eux passent

directement dans les pétales, les cinq autres subissent au sommet du réceptacle ou dans le tube floral une division radiale, la branche externe va dans un sépale, et la branche interne dans l'étamine opposée. Les deux faisceaux carpellaires se détachent intérieurement, l'un du faisceau de l'étamine postérieure, l'autre de celui du pétale antérieur. Ils parcourent l'ovaire sans ramification et se poursuivent presque jusqu'au sommet des deux lèvres stigmatiques. Il n'y a pas de faisceau dans les placentas.

Hymananthera Banksii F. v. MÜLL.

(Pl. III, fig. 15 à 17)

Dans cette espèce, comme dans la précédente, sépales, pétales et étamines sont soudés à leur base en un tube de 0,35 mm. de long au sommet duquel toutes les pièces florales deviennent libres au même niveau. Les sépales sont petits et semblables, les pétales plus longs sont, eux aussi, semblables et recourbés extérieurement à leur extrémité. Les anthères sont sessiles et présentent des appendices disposés sensiblement comme dans l'espèce précédente. A la base, le tube formé par les pièces florales externes est relié à l'ovaire par trois replis parenchymateux symétriques d'environ 50μ : l'un en face du pétale antérieur, les deux autres à peu près en face des sépales latéraux. Une coupe passant à ce niveau montre donc une symétrie ternaire très nette. L'ovaire, ici encore, est formé de deux carpelles antéro-postérieurs délimitant une cavité ovarienne simple; mais ici, cette cavité ovarienne se prolonge vers le bas à environ 0,1 mm. en dessous de l'insertion des pièces florales et l'ovaire montre ainsi une tendance à devenir partiellement infère. Les deux placentas latéraux ne portent que des rudiments d'ovules; le style est droit, mais, par suite d'une altération de la série des coupes, il ne nous a pas été possible d'étudier le stigmate.

La structure anatomique est aussi simple que dans l'espèce précédente, chaque pièce étant uninervée. La bifurcation radiale des faisceaux stamino-sépalaire a lieu dans le réceptacle pour les deux groupes antérieurs et le groupe postérieur, alors que, pour les groupes latéraux, elle a lieu seulement vers le sommet du tube. Cette disposition détermine ainsi, à la base de la fleur, une trimérie anatomique superposée à la trimérie morphologique formée par les trois replis parenchymateux reliant le pistil au tube. En outre, dans la fleur

étudiée, chaque placenta montre à sa base un faisceau conducteur rudimentaire d'une longueur de 70μ pour l'un, et 30 pour l'autre; ces deux cordons placentaires se terminent librement à leurs deux extrémités sans avoir aucune liaison avec les autres faisceaux floraux.

*
**

Le genre *Hymenanthera* est donc remarquable par les nombreuses soudures de pièces qu'il présente: soudure des membranes staminales, soudure de la base des pièces florales externes donnant ainsi une fleur gamosépale et gamopétale, et même, chez *H. Banksii*, soudure des pièces florales externes à la base du gynécée formant ainsi un ovaire partiellement infère. En outre *H. Banksii* est remarquable par la superposition de trois types de symétrie dans la fleur, pentamérie pour le calice, la corolle et l'androcée, trimérie dans la région de soudure de ces pièces et enfin dimérie dans l'ovaire.

Isodendrion A. Gray

Ce petit genre ne comprend que quatre espèces localisées aux îles Sandwich. MELCHIOR en fait la sous-tribu des *Isodendrionae* qu'il distingue des *Rinoreaenae* en particulier à cause de ses fleurs grandes, aux pétales présentant un onglet allongé bien distinct. Dans ce genre, nous avons étudié l'espèce la plus commune: *I. pyriforme* A. GRAY.

Isodendrion pyriforme A. GRAY

(Pl. IV, fig. 1 à 6)

Dans cette espèce, les cinq sépales sont égaux, allongés, libres jusqu'à la base. Ils sont insérés sur le réceptacle à un même niveau, mais très nettement au-dessous de la corolle. Les cinq pétales sont égaux et libres, se rétrécissant à la base en un onglet étroit et allongé; ils s'élargissent au-dessus du calice en un limbe obovale. Les cinq étamines sont libres jusqu'à la base; elles ont des filets courts, surmontés par des anthères allongées, sans écaille de connectif. L'ovaire est ovoïde, allongé et passe très progressivement, au sommet, à un style droit, long et grêle, dont l'extrémité stigmatique est renflée à sa face antérieure. Dans la cavité ovarienne assez grande, on trouve trois placentas pariétaux portant chacun

trois ovules superposés; le canal styloïde prolonge directement la cavité ovarienne; à la base, il est étroit et à section transversale en forme d'Y à cause des bourrelets placentaires qui se poursuivent dans cette région; plus haut, il devient circulaire, puis s'élargit en arrivant au niveau du stigmate.

Les sépales reçoivent chacun trois nervures qui se ramifient bientôt abondamment. Les pétales, eux aussi, sont innervés chacun par trois faisceaux qui parcourent l'onglet sans ramification; mais se divisent au contraire abondamment dans le limbe. Les étamines ont un cordon simple terminé peu en dessous du sommet de l'anthère. A la base de l'ovaire, on trouve six faisceaux: trois placentaires et trois carpellaires, tous les six proviennent directement du cylindre central pédonculaire. Les trois cordons placentaires, un peu plus gros que les carpellaires, parcourent les placentas sans se ramifier; au sommet de l'ovaire, ils se dissocient et leurs branches vont s'anastomoser irrégulièrement avec les autres nervures carpellaires. Un peu au dessus de la base de l'ovaire, chacun des faisceaux carpellaires se trifurque et les trois nervures ainsi formées se ramifient en un grand nombre de nervures secondaires. Dans les deux carpelles postérieurs, toutes ces nervures sont à peu près égales, alors que dans le carpelle antérieur, la nervure médiane, quoique ramifiée, reste nettement plus grosse que les autres. Au sommet de l'ovaire, toutes ces nervures secondaires s'éteignent après s'être anastomosées entre elles et avec les placentaires; les trois nervures carpellaires pénètrent dans la base du style, mais les deux postérieures s'éteignent bientôt et seule la nervure médiane du carpelle antérieur se poursuit dans toute la longueur du style et va se terminer dans la partie antérieure renflée du stigmate.

La fleur d'*I. pyrifolium* est donc une fleur paraissant actinomorphe, mais où le style et le stigmate ont une symétrie bilatérale très nette. Elle se rapproche ainsi de celle des *Rinorea* les plus évolués tels que *R. brachypetala*. Il ne semble donc pas que l'on doive, à la suite de MELCHIOR, considérer ce genre comme une sous-tribu distincte. Les différences de forme et de taille des pétales et des étamines, de groupement des fleurs, étant simplement celles que l'on peut rencontrer d'un genre à l'autre.

*
**

Avec les *Isodendron*, nous avons terminé l'étude des genres que l'on considère comme possédant des fleurs parfaitement

actinomorphes. En réalité, nous avons vu que l'actinomorphie est loin d'être le cas général, le style présentant souvent une symétrie bilatérale plus ou moins accusée. Nous allons aborder maintenant les genres qui forment, selon l'opinion générale, la transition entre les types actinomorphes et les types zygomorphes. Ils sont au nombre de deux: *Amphirrhox* et *Paypayrola* et MELCHIOR les groupe dans la sous-tribu des *Paypayrolinae*. Dans ces deux genres, la zygomorphie se traduirait seulement par une légère différence de taille et de forme entre le pétale antérieur et les quatre autres:

Amphirrhox Spreng.

Ce genre ne comprend que cinq espèces localisées dans les régions tropicales de l'Amérique du Sud. Ce sont des arbrisseaux dont les nombreuses fleurs assez grandes forment des grappes touffues. Nous avons pu nous procurer deux espèces de ce genre: *A. oblongifolia* SPRENG. et *A. surinamensis* EICHL.

Amphirrhox oblongifolia SPRENG.

(Pl. IV, fig. 7 à 9)

Dans cette fleur, les cinq sépales libres sont insérés à peu près au même niveau, mais leur taille va en croissant, du sépale 1 au sépale 5, ce qui traduit une disposition spiralée analogue à celle que nous avons déjà observée dans d'autres espèces. Les sépales 1 et 2, c'est-à-dire un des antérieurs et le postérieur, ont environ 1 mm. de long, le sépale 3, antérieur, en a 3; les sépales 4 et 5, latéraux, ont 4 mm. environ. Les pétales ont 2 cm. de long, ils sont différenciés en un onglet de 2 mm. de large et 8 mm. de long terminé par une lame ovale élargie et étalée. Il y a une différence très nette entre le pétale antérieur, dont la lame a 8 mm. de large, et les autres pétales qui n'ont que 4 à 5 mm. Cette inégalité des pétales rend morphologiquement la fleur un peu zygomorphe. L'androcée est formé de cinq étamines parfaitement semblables, ayant des filets assez allongés, libres et terminés par des anthères introrses; il n'y a pas d'appendices dorsaux, mais chaque connectif porte à son sommet une petite écaille membraneuse. Le gynécée comporte un ovaire assez gros, allongé, passant progressivement au style droit et court, terminé par un stigmate un

peu évasé. Dans la cavité ovarienne, les trois placentas pariétaux sont multiovulés.

L'inégalité de taille des sépales retentit sur l'importance de leur système vasculaire. Les sépales 1, 2 et 3 reçoivent chacun trois cordons conducteurs: un médian et deux latéraux, alors que les sépales 4 et 5, internes, en reçoivent chacun cinq. Dans la corolle, au contraire, il n'y a pas de semblable inégalité: le pétale antérieur reçoit cinq traces comme chacun des quatre autres. Ces cinq cordons parcourent tout l'onglet en ne donnant que de faibles ramifications latérales; ils se divisent abondamment au contraire dans le limbe. Les étamines reçoivent chacune un gros faisceau libéro-ligneux simple, terminé au sommet de l'anthère. Dans l'ovaire, chaque placenta est parcouru par une grosse nervure qui envoie des ramifications dans les nombreux ovules. Les trois nervures placentaires se réunissent, à la base, en un plexus sous-ovarien sans connexion avec le reste de l'appareil vasculaire floral. Vers le haut, elles se terminent librement au sommet de l'ovaire. En outre, dans chaque carpelle, on trouve trois nervures peu ramifiées: une médiane et deux latérales, celles-ci, situées tout contre les cordons placentaires. A la base, les deux nervures latérales de chaque carpelle se terminent librement, la nervure médiane va se joindre aux autres traces florales. De même, au sommet de l'ovaire, les nervures latérales des trois carpelles se terminent librement; les trois nervures médianes pénètrent dans le style, mais, alors que les deux nervures postérieures s'éteignent à 0,3 mm. environ de la base du style, la nervure antérieure, nettement plus grosse, se poursuit jusque dans le stigmate, ne se terminant que sur le bord antérieur de la coupe stigmatique. L'étude anatomique montre donc que, chez *Amphirrhox oblongifolia*, la zygomorphie existe non seulement dans la corolle, mais encore dans le style où la nervure antérieure a un développement beaucoup plus grand que les autres.

Amphirrhox surinamensis EICHL.

(Pl. IV, fig. 10 à 16)

Cette deuxième espèce présente dans ses grandes lignes la même structure que l'*A. oblongifolia*. Ici les sépales sont disposés suivant une spirale assez étirée puisque le sépale 5 est inséré à 0,5 mm. environ au dessus du sépale 1; la longueur des sépales, ici aussi, va en croissant suivant cette spirale:

Sép. 1		1,5 mm.
Sép. 2		2,7 mm.
Sép. 3		5,5 mm.
Sép. 4		6,1 mm.
Sép. 5		6,5 mm.

Chaque sépale est libre jusqu'à sa base et ne possède pas d'appendice. Les pétales eux aussi sont libres jusqu'à leur insertion et ont un onglet et un limbe distincts. Le limbe du pétale antérieur est un peu plus large que les autres, mais la différence n'est pas bien grande, tout au moins dans la fleur encore jeune étudiée ici, et la zygomorphie de la corolle est donc assez peu accusée. L'androcée est composé de cinq étamines à filets courts, soudés à la base en un tube staminal très court. Les filets ne possèdent pas d'appendices et sont surmontés par des anthères allongées, prolongées par des écailles membraneuses presque aussi longues qu'elles. Le gynécée est formé par un ovaire petit, ovoïde, porté par un très court gynophore plein et passant très progressivement au style qui est droit, long et grêle, évasé au sommet en une tête stigmatique assez grosse. Les trois placentas portent de nombreux ovules disposés sur deux rangs, mais la partie supérieure de la cavité ovarienne ne contient pas d'ovules et se rétrécit peu à peu pour passer à la cavité stylaire.

La nervation des sépales est à peu près proportionnée à leur taille. Alors que le sépale 1 ne reçoit qu'une trace qui se ramifie peu, les sépales 2 à 5 reçoivent dès la base plusieurs petits faisceaux qui se ramifient bientôt abondamment dans tout le sépale. Dans les pétales, la nervation est plus régulière: chacun d'eux reçoit un faisceau qui se trifurque dès la base pour donner trois nervures à peu près parallèles, peu ramifiées dans l'onglet, mais se divisant abondamment dans le limbe. Le pétale antérieur n'a pas une nervation différente de celle des autres pétales. Les étamines, comme toujours, sont alimentées par un seul gros cordon libéro-ligneux. Dans l'ovaire, la coupe transversale rencontre six faisceaux: trois placentaires et trois médians carpellaires, ceux-ci ne portant que de très petites ramifications. Si l'on suit ces faisceaux vers le réceptacle, on constate que chacun des médians carpellaires se termine par un cordon procambial qui s'éteint dans le parenchyme à peu près au niveau de l'insertion de l'ovaire, sans se relier aux autres faisceaux du réceptacle; l'antérieur est un peu plus long que les deux autres, mais libre lui aussi vers le bas. Cette structure n'est peut-être que temporaire puisqu'il s'agit ici d'une fleur jeune, non encore complètement

épanouie, mais elle démontre bien cependant la différenciation basipète de ces faisceaux carpellaires. Les faisceaux placentaires, eux, sont bien différenciés jusqu'à la base où ils se réunissent en un plexus sous-ovarien, plexus qui est lui-même relié vers le bas aux autres traces florales par quelques petits faisceaux irréguliers. Vers le sommet de l'ovaire, les trois placentaires se terminent librement un peu au-dessus du niveau d'insertion des derniers ovules; les trois carpellaires pénètrent dans le style, mais les deux latéraux s'éteignent bientôt, et seul l'antérieur atteint le stigmate où il se termine sans se ramifier.

Les deux espèces d'*Amphirrhox* étudiées ici présentent assez d'analogies pour que l'on puisse admettre que le genre tout entier a des fleurs bâties sur ce type. Les *Amphirrhox* sont donc caractérisés par un calice très nettement spiralé, les autres cycles étant normalement verticillés, une corolle un peu zygomorphe, et un gynécée nettement zygomorphe, tout au moins dans le style qui n'est parcouru que par une seule nervure antérieure.

Paypayrola Aubl.

Le genre *Paypayrola* ne comprend que sept espèces localisées dans les mêmes régions que les *Amphirrhox*. Ce sont des arbres dont les fleurs sont groupées en grappes peu fournies. Dans ce genre, nous avons pu étudier une fleur de *P. guianensis* AUBL. et un jeune fruit de *P. grandiflora* TUL. peu après la chute de la corolle et de l'androcée.

Paypayrola guianensis AUBL.

(Pl. IV, fig. 17 à 23)

Dans cette fleur, les sépales sont insérés suivant une spirale assez serrée, le sépale 5 se détachant du réceptacle à 0,2 mm. environ au-dessus du sépale 1. Les sépales 1 et 2 sont petits, arrondis et ont 1 mm. de long environ. Les trois autres sépales ont 1,5 mm. Tous sont libres jusqu'à leur insertion. Les pétales, beaucoup plus grands, ont tous les cinq un onglet et un limbe bien distincts; l'antérieur n'a pas un limbe beaucoup plus large que celui des quatre autres. Les cinq pétales sont insérés au même niveau et sont un peu soudés à la base en un tube très court. Les filets des cinq étamines sont entiè-

PLANCHE IV

FIG. 1 A 6. — *Isodendrion pyrifolium*.

Fig. 1: Coupe N° 81 dans la base de la fleur montrant l'insertion des sépales bien au-dessous des autres pièces florales et la régularité des cordons floraux de cette région. — **Fig. 2:** Coupe N° 150 passant dans la base de l'ovaire au niveau de la trifurcation des faisceaux carpellaires. — **Fig. 3:** Coupe N° 440 du sommet de l'ovaire, montrant la ramification des faisceaux placentaires et leurs anastomoses avec les faisceaux carpellaires. — **Fig. 4:** Coupe N° 560 dans la base du style montrant la grande dissymétrie des nervures carpellaires, l'antérieure étant beaucoup plus forte. — **Fig. 5:** Coupe N° 1.000 du style parcouru par la seule nervure antérieure. — **Fig. 6:** Coupe N° 1.180 du stigmate montrant l'épaississement parenchymateux antérieur de cet organe et les papilles stigmatiques **pap. stig.** qui tapissent sa cavité. (**Fig. 1 et 2:** x13; **Fig. 3 à 6:** x24).

FIG. 7 A 9. — *Amphirrhox oblongifolia*.

Fig. 7: Coupe N° 90 au niveau du milieu de l'ovaire montrant la grande inégalité de taille des sépales et leur disposition spiralée, les pétales sont semblables à ce niveau; dans l'ovaire, la nervure carpellaire antérieure est un peu plus grosse que les autres. — **Fig. 8:** Coupe N° 190 dans la base du style où pénètrent les 3 nervures carpellaires, mais l'antérieure est beaucoup plus grosse. — **Fig. 9:** Coupe N° 590 dans le style où seule existe la nervure antérieure. (**Fig. 7:** x9; **Fig. 8 et 9:** x24).

FIG. 10 A 16. — *Amphirrhox surinamensis*.

Fig. 10: Coupe N° 46 passant par la base de la fleur; on y voit l'insertion spiralée du calice: le sépale 1 est déjà séparé; le sépale 2 est coupé au niveau de son insertion, les autres en-dessous; au centre, le plexus **plex** formé par l'extrémité des cordons placentaires; seule la nervure carpellaire antérieure **ca.**, à l'état procambial, descend jusqu'à ce niveau. — **Fig. 11:** Coupe N° 60 passant par le gynophore où l'on peut voir les 3 nervures carpellaires (l'une des postérieures est à l'état procambial) et les 3 nervures placentaires issues du plexus. — **Fig. 12:** Coupe N° 150 dans l'ovaire montrant la régularité de la nervation et les placentas en saillie. — **Fig. 13:** Coupe N° 215 du sommet de l'ovaire, montrant la ramification des faisceaux placentaires. — **Fig. 14:** Coupe N° 260, de la base du style où la nervure antérieure est plus forte que les 2 autres. — **Fig. 15:** Coupe N° 300 du style avec la seule nervure antérieure. — **Fig. 16:** Coupe N° 880 du stigmate au niveau de la terminaison du faisceau antérieur. (**Fig. 10:** x12; **Fig. 11, 13 et 14:** x10; **Fig. 12, 15 et 16:** x15).

FIG. 17 A 23. — *Paypayrola guianensis*.

Fig. 17: Coupe N° 66 dans le réceptacle de la fleur, montrant le plexus sous-ovarien **plex** entouré par du tissu lacuneux **lac.** qui le sépare des autres traces florales. — **Fig. 18:** Coupe N° 88 dans la base de la fleur; on peut y voir la disposition spiralée du calice, les sépales 1 et 2 étant séparés alors que les autres sont coupés en-dessous de leur insertion; au centre, la cavité ovarienne **cav. ov.** descendant en-dessous de l'insertion des pièces externes montre sur ses bords les 3 faisceaux placentaires entourés de tissu lacuneux. — **Fig. 19:** Coupe N° 132 passant vers le milieu de l'ovaire et montrant le tube staminal et la persistance du tissu lacuneux placentaire. — **Fig. 20:** Coupe N° 215 passant par le sommet de l'ovaire. On peut y voir les sommets des trois sépales 3, 4 et 5, les sépales 1 et 2 se terminent en-dessous du niveau de cette coupe; dans l'androcée, les anthères sont séparées mais entre chacune d'elles se trouve un lobule du tube staminal, dans l'ovaire les faisceaux placentaires se terminent. — **Fig. 21:** Coupe N° 280 de la base du style avec ses 3 faisceaux carpellaires subégaux. — **Fig. 22:** Coupe N° 430 du sommet du style avec la seule nervure antérieure. — **Fig. 23:** Coupe N° 490 du lobe stigmatique antérieur. (**Fig. 17 et 18:** x18; **Fig. 19 et 20:** x11; **Fig. 21 à 23:** x40).

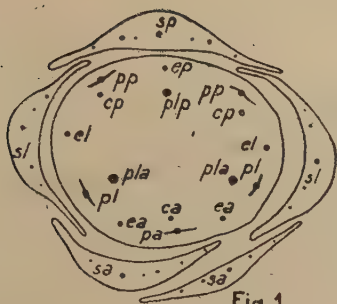


Fig. 1

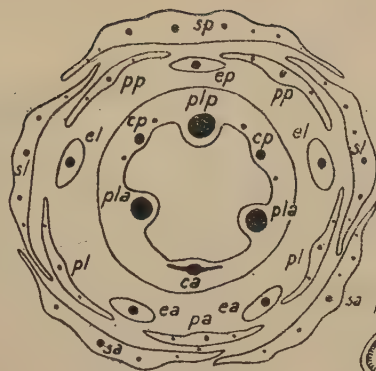


Fig. 2

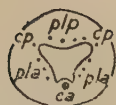


Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5

Fig. 6

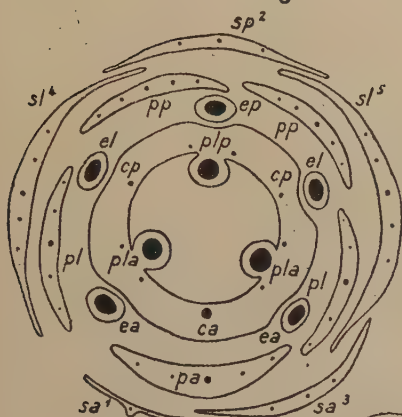


Fig. 7



Fig. 8



Fig. 9

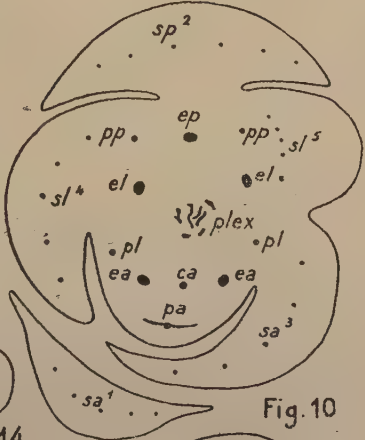


Fig. 10

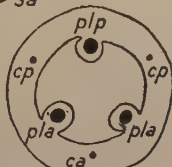


Fig. 12



Fig. 14



Fig. 11



Fig. 13



Fig. 15

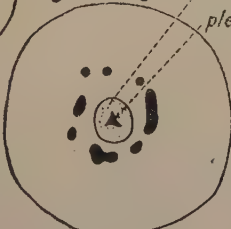


Fig. 17

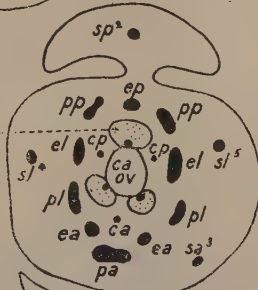


Fig. 18



Fig. 21



Fig. 22

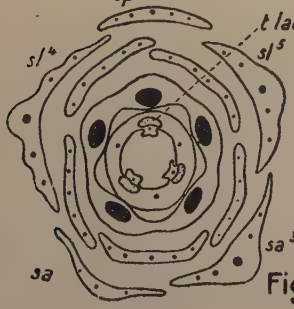


Fig. 19

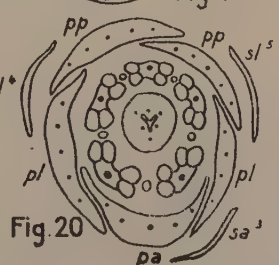


Fig. 20

rement soudés en un tube staminal de 1 mm. de long, soudé lui-même à la base au tube de la corolle, et portant sur son bord supérieur des anthères dont les sacs polliniques sont écartés vers le bas par un connectif très large. Entre chaque anthère, le tube staminal se prolonge par un petit lobe de 0,2 mm. de long. Les anthères elles-mêmes ne sont surmontées d'aucun appendice. L'ovaire est petit, arrondi, surmonté par un style épais et droit, tronqué obliquement au sommet de façon à former un bec stigmatique antérieur. Les ovules sont nombreux, portés sur deux rangs par chacun des trois placentas. La cavité ovarienne se rétrécit brusquement au sommet pour donner la cavité stylaire, étroite à la base du style, s'élargissant vers le stigmate. Dans le réceptacle, la cavité ovarienne se prolonge un peu en-dessous du niveau de soudure de l'ovaire avec les autres pièces florales; il y aurait donc ici une très légère tendance à la formation d'un ovaire infère.

Chaque sépale reçoit un faisceau libéro-ligneux, simple à la base, mais se ramifiant bientôt abondamment; chacune des nervures ainsi formées est entourée d'une gaine scléreuse sur presque toute sa longueur. Les pétales sont innervés de la même façon; la trace pétalaire est simple dans le réceptacle; mais, dès le niveau d'insertion du tube de la corolle sur le réceptacle, elle se ramifie en un nombre variable de petites nervures. La nervation du pétale antérieur ne diffère pas sensiblement de celle des autres pétales. Le tube staminal est parcouru par cinq gros cordons simples, terminés au sommet des anthères. Dans l'ovaire, on trouve trois faisceaux placentaires et trois faisceaux médians carpellaires non ramifiés. A la base de l'ovaire, les trois médians carpellaires vont se relier directement aux autres traces florales qui forment à ce niveau un anneau conducteur plus ou moins continu; les trois placentaires, qui sont entourés par un tissu lacuneux de plus en plus développé vers le bas, se réunissent en un plexus sous-ovarien non relié aux autres traces florales. Au sommet de l'ovaire, les trois placentaires se ramifient et s'anastomosent avec les médians carpellaires, ceux-ci pénètrent tous trois dans le style et le parcourent dans toute sa longueur, pour se terminer un peu en-dessous du stigmate. Cependant, du fait de la troncature du stigmate, celui-ci est plus long à sa partie antérieure, et le cordon antérieur, lui aussi, est un peu plus long que les deux autres.

Cette fleur montre donc une tendance à la soudure des différentes pièces florales: soudure des pétales entre eux, sou-

dure des filets staminaux entre eux et avec le tube de la corolle, soudure de la paroi ovarienne avec les pièces externes donnant un ovaire très légèrement infère. La zygomorphie est faible, ne se traduisant que par une légère prédominance du pétale antérieur, et un développement un peu plus grand de la partie antérieure du stigmate et du faisceau stylaire correspondant.

Paypayrola grandiflora TUL.

(Pl. V, fig. 1 à 8)

De cette espèce, nous n'avons pu étudier qu'un jeune fruit, c'est-à-dire seulement le calice et le gynécée, la corolle et l'androcée tombant après l'anthèse.

Le calice est nettement cyclique, les cinq sépales ont sensiblement la même longueur et sont insérés au même niveau, mais les deux internes (latéraux) sont étroits à la base, alors que les trois externes sont larges et recouvrent complètement les précédents. L'ovaire est petit, arrondi, surmonté par un style assez long et grêle, obscurément trilobé à son sommet. Les ovules sont très nombreux sur les trois placentas où ils sont insérés suivant quatre ou cinq rangs. La cavité ovarienne se termine vers le bas un peu au-dessus du niveau d'insertion du gynécée sur le réceptacle. Il existe par conséquent sous l'ovaire un gynophore de 0,25 mm. de long environ où ne se trouve pas de cavité ovarienne.

L'anatomie du réceptacle montre les traces de toutes les pièces florales. Il y a trois cordons à la base de chacun des sépales, et ces faisceaux se ramifient bientôt abondamment. Chacune des traces des pétales est aussi constituée par trois faisceaux; il n'y a pas de différence appréciable entre la trace du pétale antérieur et celle des autres pétales. Les traces staminales présentent ici une disposition assez anormale du fait qu'elles sont constituées par trois ou quatre faisceaux parallèles au lieu d'être simples comme c'est le cas général. L'androcée ayant disparu sur cet échantillon, il ne nous a pas été possible de savoir si cette structure se continue dans le tube staminal ou existe simplement dans le réceptacle. Dans l'ovaire, les placentas sont parcourus par trois ou quatre faisceaux parallèles ramifiés dans les ovules; entre les placentas, les carpelles montrent chacun une nervure principale abondamment ramifiée. Vers le bas, les cordons placentaires se réunissent en un plexus sous-ovarien, qui se trouve par con-

séquent ici dans le gynophore, puis ce plexus se résout en un certain nombre de faisceaux formant un anneau conducteur où viennent se jeter un peu plus bas les différentes traces florales. Les trois faisceaux carpellaires médians, qui sont simples dans le gynophore, vont se relier avec les autres traces florales au cylindre central réceptaculaire. Au sommet de l'ovaire, les faisceaux placentaires se ramifient puis s'éteignent sans pénétrer dans le style; les trois faisceaux carpellaires y pénètrent tous trois et se terminent sous le stigmate à peu près au même niveau.

Le gynécée de *P. grandiflora* diffère donc assez nettement de celui de *P. guianensis* puisque, ici, l'ovaire est surélevé au-dessus du réceptacle par un court gynophore, au lieu d'être légèrement infère comme dans l'espèce précédente. De plus, la région stigmatique du *P. grandiflora* ne présente aucune trace de zygomorphie, les cordons étant à peu près égaux et le stigmate faiblement trilobé. Nous n'avons pu observer nous-même la zygomorphie de la corolle, mais il est vraisemblable qu'elle doit, ici encore, comme dans l'espèce précédente, être très peu accusée.

**

Malgré quelques analogies morphologiques, les genres *Amphirrhox* et *Paypayrola* sont donc assez différents l'un de l'autre. Les *Paypayrola* ont une corolle peu zygomorphe, le pétale antérieur étant à peine plus large que les autres; de plus, le style y est parcouru par trois nervures égales de même que chez les *Rinorea* primitifs tels que *R. physiphora* ou *R. Johnstonii*. Chez *Amphirrhox*, au contraire, la zygomorphie est plus accusée tant dans la corolle que dans le style où la nervure antérieure est très nettement prépondérante; cela rapprocherait ce genre des *Rinorea* évolués (*R. Elliotii* et *R. brachypetala*) et surtout des *Isodendrion* qui ont, comme les *Amphirrhox*, des pétales différenciés en onglet et limbe.

La tribu des *Paypayrolinae* semble donc assez hétérogène, le seul caractère distinctif de cette tribu: la légère zygomorphie de la corolle, variant d'un genre à l'autre et n'étant pas confirmée par les caractères anatomiques. On peut donc considérer les *Amphirrhox* comme formant le passage aux formes nettement zygomorphes à partir des formes à corolle actinomorphe et à style déjà zygomorphe (*Isodendrion*). Mais les *Paypayrola* semblent beaucoup plus primitifs; la zygomorphie n'y apparaît que dans la morphologie de la corolle de certaines espèces, alors que la structure anatomique rappelle

celle des *Rinorea* les plus primitifs ou des *Melicytus* (égalité des trois nervures stylaires, soudure plus ou moins accusée des pétales et des étamines).

Ces deux genres sont les derniers de la tribu des *Rinoreae* de MELCHIOR, caractérisée par ses fleurs actinomorphes ou faiblement zygomorphes. Nous allons maintenant étudier la deuxième tribu de la famille: celle des *Violeae* qui groupe tous les genres à fleurs nettement zygomorphes par suite du développement d'un éperon plus ou moins long au pétale antérieur. Dans une première sous-tribu des *Hybanthinae*, nous trouvons les genres *Hybanthus* et *Agatea* dont les fleurs n'ont pas, à proprement parler, d'éperon au pétale antérieur, mais simplement une légère gibbosité.

Hybanthus Jacquin

Le genre *Hybanthus*=*Ionidium* VENT. est, avec ses 75 espèces, le troisième genre de la famille des Violacées au point de vue du nombre de ses représentants. Il comprend des plantes herbacées ou sous-frutescentes répandues dans les régions tropicales de l'Ancien et du Nouveau Monde. Dans ce genre, nous n'avons étudié que deux espèces: *H. communis* (ST. HIL.) TAUB. et *H. enneaspermus* (L.) F. v. MÜLL; la première provient d'Amérique du Sud et la seconde d'Afrique. Mais ces deux espèces, très éloignées l'une de l'autre, tant du point de vue systématique que du point de vue de leur origine géographique, présentent assez d'analogies pour que l'on puisse admettre que la fleur de tous les *Hybanthus* est construite selon un type voisin de ceux décrits ici.

Hybanthus enneaspermus (L.) F. v. MÜLL.

(Pl. V, fig. 9 à 11)

L'échantillon étudié est une fleur jeune, non encore épanouie. Les cinq sépales y sont semblables et assez grands, se prolongeant à leur base par une crête parenchymateuse sur le pédoncule. Les cinq pétales ne sont pas très différents les uns des autres, l'antérieur se distinguant seulement par une faible gibbosité et par sa structure un peu plus charnue au sommet. Les étamines sont toutes semblables avec des filets courts, libres jusqu'à la base, et des sacs polliniques bien développés; les connectifs sont terminés par une grande écaille

membraneuse. L'ovaire, petit et globuleux, porte un style terminal renflé en massue à son extrémité et courbé vers l'avant; le stigmate, par suite, est tourné vers la face antérieure de la fleur. Dans l'ovaire, chacun des trois placentas ne porte que deux ou trois ovules anatropes et horizontaux.

Les cinq sépales sont parcourus dans toute leur longueur par trois nervures parallèles peu ramifiées. Il en est de même des pétales postérieurs et latéraux; mais le pétale antérieur, lui, présente cinq nervures. Les étamines sont parcourues, comme d'habitude, par un cordon simple. Tous ces faisceaux se relient les uns aux autres dans le réceptacle en se raccordant à leurs plus proches voisins pour former l'anneau continu du pédoncule. Dans le gynécée, le carpelle antérieur seul montre une nervure médiane bien développée, reliée à sa base à la trace du pétale antérieur; cette nervure se prolonge dans le style pour se terminer dans le stigmate par une tête sphérique d'éléments ligneux courts. Dans les carpelles latéraux, l'appareil vasculaire est représenté simplement par deux petits faisceaux d'une centaine de microns de long, qui quittent l'anneau conducteur du pédoncule entre les traces des étamines latérales et des pétales postérieurs, et s'éteignent au niveau de la base de la cavité ovarienne sans même pénétrer dans la paroi de l'ovaire. Les cordons placentaires, eux aussi, sont faiblement développés et se réunissent sous la cavité ovarienne en un plexus sans rapport vasculaire avec les autres éléments conducteurs. La faible différenciation vasculaire de cette fleur peut être attribuée sans doute à sa jeunesse. Il n'en reste pas moins vrai que, chez *H. enneaspermus*, au moins dans le bouton, la zygomorphie est assez peu accusée dans les pièces florales externes; elle est au contraire extrêmement importante dans le gynécée, où seul le carpelle antérieur a un système vasculaire complètement développé.

Hybanthus communis (ST. HIL.) TAUB.

(Pl. V, fig. 12 à 16)

Dans cette espèce, la fleur présente une zygomorphie des pièces externes beaucoup plus marquée que dans l'espèce précédente. Les sépales sont sensiblement égaux, mais les deux antérieurs sont rejetés latéralement par suite de l'existence d'une gibbosité au pétale antérieur. Les pétales sont très inégaux, les deux postérieurs étroits, ont seulement 3,5 mm. de long, les latéraux un peu plus longs atteignent 4,2 mm. et

l'antérieur, beaucoup plus large que les précédents, a environ 7 mm.; ce dernier présente à sa base une forte gibbosité qui fait saillie entre les sépales antérieurs et il est enroulé longitudinalement à son sommet. Les étamines, elles aussi, sont dissemblables: toutes les cinq ont un filet court, libre jusqu'à la base et un connectif terminé par une écaille membraneuse, mais chacune des deux étamines antérieures porte, en outre, un appendice dorsal bien développé, inséré sur le connectif à la base des sacs polliniques et pénétrant dans la gibbosité du pétale antérieur. Le gynécée a un ovaire petit, sphérique et un style allongé, mince, terminé par une tête stigmatique bien développée et creusée d'une large cavité. Les trois placentas sont multi-ovulés.

Le système vasculaire reflète la zygomorphie morphologique de cette fleur. Les cinq sépales sont parcourus chacun par trois nervures parallèles. Les pétales latéraux et le pétale antérieur reçoivent chacun trois nervures, mais les deux postérieurs, plus petits, n'en ont qu'une. Les cinq étamines ont un cordon simple; l'appendice dorsal des étamines antérieures ne montre pas d'éléments conducteurs. Dans le gynécée, chaque carpelle reçoit à sa base une nervure médiane simple, mais les nervures des carpelles latéraux s'éteignent dans la paroi ovarienne un peu avant d'avoir atteint la moitié de la hauteur de l'ovaire. Au contraire, la nervure antérieure se poursuit jusqu'au sommet de l'ovaire, pénètre dans le style et se termine par une grosse masse d'éléments lignifiés courts situés à la face antérieure de la tête stigmatique. Les cordons placentaires, simples et bien développés, se terminent librement à la base du style; vers le bas, ils se réunissent en un plexus sous-ovarien relié par des anastomoses irrégulières à l'anneau conducteur du pédoncule.

Comme dans l'espèce précédente, la zygomorphie de l'appareil vasculaire de *H. communis* est très accusée; dans le gynécée, le carpelle antérieur est nettement prépondérant, même dans l'ovaire; dans la corolle, les pétales postérieurs sont uninerviés et les trois autres trinerviés.

Agatea A. Gray

Ce petit genre ne comprend que douze espèces, presque toutes néo-calédoniennes. Comme chez *Hybanthus*, la fleur est caractérisée par une zygomorphie assez peu marquée: le pétale antérieur est simplement plus grand que les autres et un peu

PLANCHE V

FIG. 1 A 8. — *Paypayrola grandiflora*.

Fig. 1: Coupe N° 81 passant par le gynophore où l'on peut voir les 3 faisceaux carpellaires et le plexus sous-ovarien, les 2 sépales internes sont nettement différents des 3 externes. — Fig. 2: Coupe N° 138 du milieu de l'ovaire; les placentas saillants sont parcourus par des faisceaux nombreux, les carpellaires sont abondamment ramifiés. — Fig. 3: Coupe N° 280 du sommet de l'ovaire où les placentaires se ramifient. — Fig. 4: Coupe N° 320 dans la base du style au niveau du sommet des faisceaux placentaires. — Fig. 5: Coupe N° 500 dans le style avec ses trois nervures carpellaires. — Fig. 6: Coupe N° 640 au sommet du style montrant la nervure carpellaire antérieure un peu plus longue que les deux autres. — Fig. 7: Coupe N° 690 dans le stigmaté légèrement trilobé. — Fig. 8: Coupe N° 65 montrant le détail de la trace de l'étamine postérieure *ep* formée par plusieurs petits faisceaux parallèles. (Fig. 1: x6; Fig. 2 à 4: x12; Fig. 5 à 7: x29; Fig. 8: x17).

FIG. 9 A 11. — *Hybanthus enneaspermus*.

Fig. 9: Coupe N° 66 du réceptacle; les sépales se prolongent à ce niveau par des crêtes parenchymateuses; c'est seulement à ce niveau que l'appareil vasculaire du gynécée est complet et représenté par un plexus placentaire *plex* sans rapport avec les autres traces florales et 3 cordons carpellaires. — Fig. 10: Coupe N° 81 passant par la base de l'ovaire où l'appareil vasculaire est représenté par la seule nervure antérieure, les nervures des carpelles postérieurs ainsi que les nervures placentaires se terminent en-dessous de ce niveau, les ovules sont insérés un peu au-dessus de cette coupe. — Fig. 11: Coupe N° 156 du stigmaté montrant l'épaississement de sa face antérieure renfermant l'extrémité renflée de la nervure antérieure. (Fig. 9 et 10: x23; Fig. 11: x38).

FIG. 12 A 16. — *Hybanthus communis*.

Fig. 12: Coupe N° 136 passant au niveau de la base de l'ovaire; la zygomorphie est ici très nette à la fois dans le calice dont les sépales antérieurs sont rejetés latéralement, dans la corolle dont le pétale antérieur, plus large que les autres, forme une gibbosité accusée et dans l'androcée dont les deux étamines antérieures portent des appendices *ap* pénétrant dans la gibbosité du pétale antérieur. Dans le gynécée, les 3 nervures carpellaires existent encore à ce niveau où sont insérés les premiers ovules, mais les deux postérieures sont coupées ici au voisinage de leur extrémité. — Fig. 13: Coupe N° 160 de la partie supérieure de l'ovaire au niveau des derniers ovules, la nervure carpellaire antérieure subsiste seule avec les 3 placentaires. — Fig. 14: Coupe N° 180 de la base du style au niveau où se terminent les faisceaux placentaires. — Fig. 15: Coupe N° 240 dans le style parcouru par la seule nervure antérieure et présentant un large canal stylaire. — Fig. 15: Coupe N° 344 du stigmaté où la nervure antérieure se renfle fortement en se terminant. (Fig. 12 à 14: x18; Fig. 15 et 16: x35).

FIG. 17 A 20. — *Agatea violaris*.

Fig. 17: Coupe N° 92 un peu au-dessus du niveau d'insertion des pièces sur le réceptacle; le pétale antérieur montre une gibbosité accentuée à l'intérieur de laquelle pénètrent les deux épérons des étamines antérieures, coupés ici au niveau de leur insertion sur le tube staminal; les nervures carpellaires postérieures existent encore à ce niveau mais se terminent quelques coupes plus haut. — Fig. 18: Coupe N° 162 du sommet de l'ovaire montrant l'insertion du style sur la face antérieure de celui-ci, la cavité stylaire *c. styl.* est de ce fait tout à fait excentrique. Le faisceau carpellaire antérieur existe seul ici. — Fig. 19: Coupe N° 312 dans le sommet du style où la cavité stylaire élargie est prolongée par la seule nervure antérieure. — Fig. 20: Coupe N° 318 au niveau où le style se recourbe vers l'avant pour constituer le bec stigmatique antérieur, *stig.*, la nervure antérieure *ca* se termine à ce niveau. (Fig. 17 et 18: x13; Fig. 19 et 20: x38).

FIG. 21 A 26. — *Anchietea salutaris*.

Fig. 21: Coupe N° 43 passant par la base de l'ovaire, les 2 faisceaux carpellaires postérieurs sont coupés au voisinage de leur extrémité et sont très grêles, l'antérieur est plus fort, la cavité ovarienne est réduite car elle se termine quelques coupes plus bas; les 5 étamines ont leurs filets soudés, et les appendices des 2 étamines antérieures sont coupés au niveau de leur insertion, la zygomorphie de la corolle est très accusée. — Fig. 22: Coupe N° 67 du gynécée et de l'androcée vers le milieu de l'ovaire; dans celui-ci il n'y a plus que le faisceau carpellaire antérieur et trois placentaires; l'étamine postérieure est séparée des autres et les 2 étamines antérieures sont séparées l'une de l'autre à ce niveau. — Fig. 23: Coupe N° 135 de la base du style, les 2 faisceaux placentaires qui y pénètrent viennent se fusionner un peu plus haut au carpellaire antérieur. — Fig. 24: Coupe N° 175 du milieu du style avec sa large cavité stylaire et sa nervure antérieure unique. — Fig. 25: Coupe N° 195 du stigmaté où la nervure antérieure se bifurque. — Fig. 26: Schéma de la nervation du pétale antérieur montrant comment les 3 nervures issues du réceptacle parcourent l'éperon, les 2 latérales *l* se ramifiant en outre pour donner 2 branches ascendantes *l'* qui portent à 5 le nombre des nervures de la base du pétale. (Fig. 21 à 25: x20).

FIG. 27 A 32. — *Corynostylis arborea*.

Fig. 27: Coupe N° 136 passant vers la base de l'ovaire. Du fait de l'insertion oblique des pièces florales sur le réceptacle, les pièces postérieures sont encore soudées alors que les antérieures sont libres. Dans l'androcée, la coupe passe par l'insertion des appendices des étamines antérieures *ap. a.* soudés à leur extrémité et où on peut voir un faisceau libéro-ligneux. Les appendices des étamines latérales *ap. l.* sont coupés à leur base, en-dessous de leur appareil vasculaire; les traces des pétales et de l'étamine postérieure sont dissociées en une multitude de faisceaux. De même les faisceaux placentaires forment un plexus situé à la partie postéro-inférieure de la cavité ovarienne. — Fig. 28: Coupe N° 187 de l'ovaire et de l'androcée montrant, dans celui-ci, les appendices vascularisés des étamines latérales. — Fig. 29: Coupe N° 355 du sommet de l'ovaire où placentaires et carpellaires se ramifient et s'anastomosent, le placentaire postérieur et le carpellaire antérieur sont plus forts. — Fig. 30: Coupe N° 372 de la base du style où pénètrent le carpellaire antérieur et le placentaire postérieur; celui-ci se termine quelques coupes plus haut. — Fig. 31: Coupe N° 450 dans le style où la nervure carpellaire se poursuit seule. — Fig. 32: Coupe N° 690 dans le stigmaté, où la cavité s'est très élargie et porte deux bourrelets longitudinaux postérieur et antérieur, celui-ci parcouru par la nervure antérieure qui se termine à peu près à ce niveau. (Fig. 27 et 28: x13; Fig. 29: x18; Fig. 30 à 32: x45).

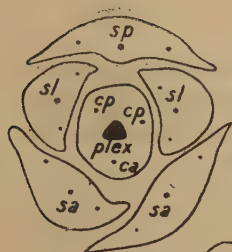


Fig. 1

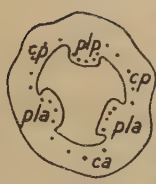


Fig. 2

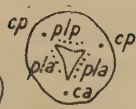


Fig. 3

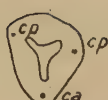


Fig. 5



Fig. 6

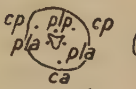


Fig. 4

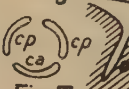


Fig. 7

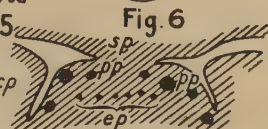


Fig. 8



Fig. 11

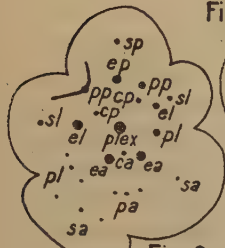


Fig. 9

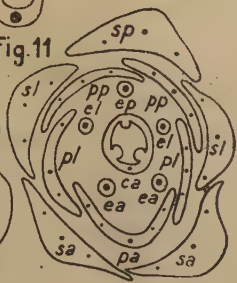


Fig. 10



Fig. 12

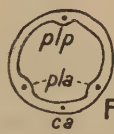


Fig. 13



Fig. 14

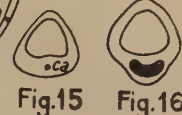


Fig. 15



Fig. 16

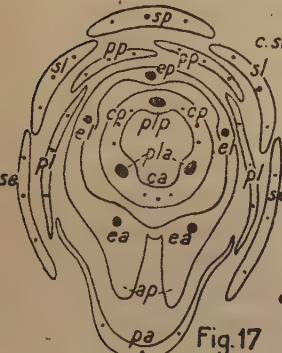


Fig. 17

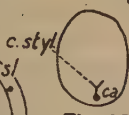


Fig. 18

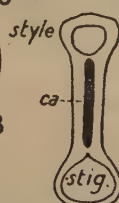


Fig. 20



Fig. 19

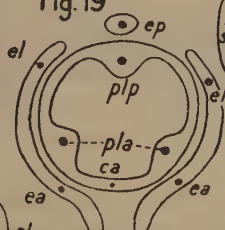


Fig. 22

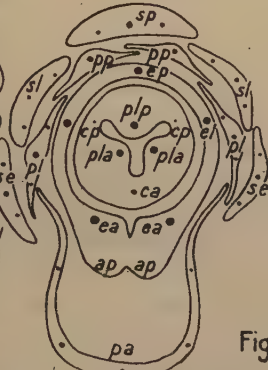


Fig. 21

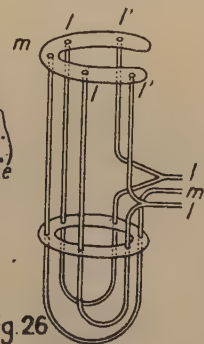


Fig. 26

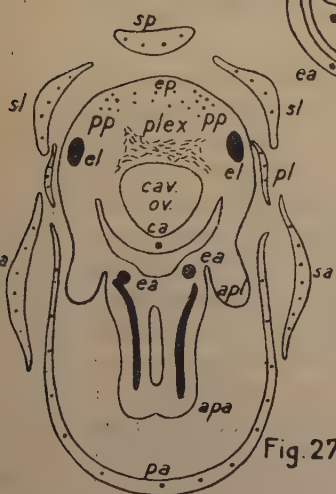


Fig. 27

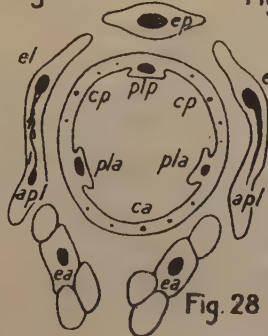


Fig. 28

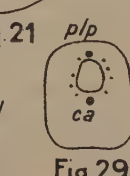


Fig. 29

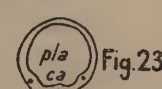


Fig. 23



Fig. 25



Fig. 24



Fig. 30



Fig. 31

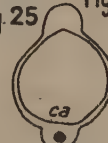


Fig. 32

gibbeux à la base sans véritable éperon. On distingue essentiellement les *Agatea* des *Hybanthus* par la structure du fruit et de la graine. Dans ce genre, nous n'avons étudié qu'une seule espèce: *A. violaris* A. GRAY, des îles Fidji.

Agatea violaris A. GRAY.

(Pl. V, fig. 17 à 20)

Les cinq sépales sont à peu près semblables, libres jusqu'à la base et sans appendices; les deux antérieurs sont un peu écartés l'un de l'autre par la gibbosité du pétale antérieur. Les pétales dépassent tous les cinq le calice, leur taille va en décroissant d'avant en arrière; les deux postérieurs sont étroits et courts, les latéraux un peu plus larges et allongés, l'antérieur, nettement plus long, est plié en long dans sa partie supérieure; il présente à sa base une gibbosité bien marquée, velue intérieurement et faisant saillie entre les sépales antérieurs. Les étamines ont des filets courts et larges, soudés sur presque toute leur longueur en un tube qui porte les anthères sur son bord supérieur. Celles-ci sont grandes, allongées et surmontées par une longue écaille de connectif. Les deux étamines antérieures portent, en outre, deux appendices dorsaux, insérés sur le tube staminal. Ces appendices sont courts et larges, ils n'atteignent pas le fond de la gibbosité du pétale antérieur et leur pointe est légèrement tournée vers le bas. L'ovaire est grand, allongé, entièrement velu. Le style n'est pas exactement terminal, mais inséré au sommet de la face antérieure de l'ovaire. Il est long, genouillé à la base, terminé par un stigmate recourbé en crochet vers l'avant. Les trois placentas portent de nombreux ovules.

Chacun des sépales est parcouru par trois nervures peu ramifiées. Il en est de même des pétales. Comme la gibbosité basale intéresse presque toute la largeur du pétale antérieur, les nervures latérales sont, comme la nervure médiane, courbées dans cette gibbosité. Les étamines ont un cordon simple non ramifié, même dans les appendices des étamines antérieures. Dans la paroi ovarienne, on trouve six cordons conducteurs à peu près égaux, trois placentaires et trois médians carpellaires, ces derniers peu ramifiés. Tous ces cordons, sauf l'antérieur, se terminent au sommet de l'ovaire; la nervure médiane du carpelle antérieur pénètre donc seule dans le style et se termine sans bifurcation ni renflement dans le stigmate recourbé. La réunion de ces différents cordons dans le

réceptacle pour la constitution de l'anneau conducteur du pédoncule n'a pas pu être étudiée en détail sur l'échantillon trop mal conservé.

La fleur d'*A. violaris* est donc une fleur très nettement zygomorphe dans toutes ses parties. Morphologiquement et anatomiquement elle se rapproche beaucoup du type *Viola* dont elle ne se distingue guère que par un moindre développement de l'éperon et des appendices staminaux antérieurs.

***Anchietea* St. Hil.**

Avec le genre *Anchietea*, nous abordons le dernier groupe de la famille, celui des *Violinae*, caractérisé par des fleurs extrêmement zygomorphes où le pétale antérieur porte un éperon très développé. Dans ce groupe, le genre *Anchietea* se distingue en particulier par ses graines ailées. Les huit espèces qui le constituent sont localisées en Amérique du Sud. Nous n'avons pu en étudier qu'une seule, la plus commune: *A. salutaris* ST. HIL., qui est parfois cultivée en serre en Europe, mais sans y fleurir.

***Anchietea salutaris* ST. HIL.**

(Pl. V, fig. 21 à 26)

Les cinq sépales sont semblables, petits, sans appendices basaux, libres jusqu'à la base et insérés tous les cinq au même niveau sur le réceptacle, les deux antérieurs sont écartés l'un de l'autre par l'éperon de la corolle. Les pétales sont très inégaux, les deux postérieurs, petits, dépassent de peu le calice, les deux latéraux sont larges et plus longs; enfin, l'antérieur, beaucoup plus développé, dépasse longuement les quatre autres, il est enroulé en long à son sommet et porte à sa base un éperon long et grêle qui, passant entre les sépales antérieurs, descend le long du pédoncule. Les cinq étamines sont, elles aussi, très dissemblables. L'étamine postérieure a un filet libre presque jusqu'à sa base, il n'est soudé que très brièvement aux filets des étamines latérales. Les étamines latérales et antérieures de chaque côté ont au contraire leur filet longuement soudé presque jusqu'au niveau des anthères; les deux étamines antérieures sont, elles aussi, soudées l'une à l'autre mais seulement sur la moitié environ de la longueur de leur filet. Toutes les étamines portent des anthères allon-

gées et sont terminées par une écaille de connectif petite. Enfin, chaque étamine antérieure porte un appendice long et grêle inséré sur le dos du filet vers la moitié de sa hauteur. Ces deux appendices pénètrent longuement dans l'éperon du pétale antérieur. L'ovaire, petit et ovoïde, est surmonté par un style long et assez large terminé par une tête stigmatique arrondie tournée vers l'avant. La cavité ovarienne est remplie par de nombreux ovules portés par trois placentas pariétaux; le style lui-même a des parois minces, il est creusé d'une large cavité rétrécie progressivement à la base et plus brusquement au sommet. MELCHIOR a décrit la formation très particulière du fruit à partir de cet ovaire: peu de temps après la fécondation, le jeune fruit s'ouvre en trois valves portant les placentas sur leur ligne médiane ventrale; ces trois valves continuent ensuite à croître et les ovules mûrissent ainsi à découvert, donnant finalement des graines entourées d'une grande aile circulaire membraneuse.

Les sépales sont parcourus par trois faisceaux libéro-ligneux indépendants, le médian s'insérant directement sur l'anneau conducteur du pédoncule alors que les latéraux vont se joindre aux traces des pétales. Les pétales postérieurs et latéraux sont aussi parcourus par trois cordons se ramifiant irrégulièrement dans le limbe; mais dans chacun des pétales, les deux nervures latérales et la nervure médiane se soudent entre elles à la base pour donner une trace unique qui va s'insérer sur le cylindre central. Au contraire, les trois nervures qui existent au niveau d'insertion du pétale antérieur, sont complètement indépendantes jusqu'au cylindre central; dans le pétale lui-même, la nervure médiane descend d'abord dans l'éperon qu'elle parcourt jusqu'à sa pointe, puis remonte dans le limbe où elle se ramifie irrégulièrement; chaque nervure latérale, à son arrivée dans le pétale, se divise en deux branches: une branche descendante qui parcourt l'éperon parallèlement à la nervure médiane sans aller cependant jusqu'à sa pointe, et une branche montante qui pénètre directement dans le limbe sans entrer dans l'éperon. De la sorte, l'éperon est parcouru par trois nervures courbées en U; à la base du limbe, immédiatement au-dessus de l'éperon, on a au contraire cinq nervures. Dans les étamines, les cordons sont simples et gros; ils s'éteignent un peu en-dessous du sommet des anthères. Dans l'ovaire, les trois nervures placentaires simples parcourent toute la longueur des placentas; à la base, elles se réunissent en un plexus sous-ovarien irrégulièrement relié aux autres traces florales; au sommet, le placentaire postérieur se

termine librement; les deux latéraux, au contraire, viennent se souder à la nervure médiane du carpelle antérieur au niveau de la base du style. Au niveau de l'insertion de l'ovaire sur le réceptacle, on trouve entre les trois placentaires, trois nervures médianes carpellaires simples et reliées aux traces florales les plus proches; mais les deux traces postérieures sont très courtes et se terminent librement au niveau du fond de la loge ovarienne. La nervure antérieure, au contraire, parcourt toute la longueur de l'ovaire, pénètre dans le style, et va se bifurquer dans le stigmate. Par conséquent, les carpelles postérieurs ont un système vasculaire presque nul alors que celui du carpelle antérieur est normalement développé. Il est à remarquer que les valves du fruit ouvert avant sa maturité sont parcourues par des nervures issues des faisceaux placentaires comme cela apparaît nettement sur les figures de MELCHIOR, par exemple; les nervures carpellaires ne jouent ici qu'un rôle subordonné et essentiellement fugace qui est vraisemblablement en rapport avec leur faible développement.

On a donc ici un type floral où la zygomorphie est extrêmement accentuée, intéressant tous les verticilles floraux sauf le calice. Corolle avec éperon très long et pièces postérieures très réduites, androcée avec appendices antérieurs et soudure des filets symétriques par rapport au plan antéro-postérieur, gynécée où les carpelles postérieurs ont un appareil vasculaire très réduit et où le placenta postérieur est différent des deux autres au moins à son sommet. *A. salutaris* constitue ainsi le type le plus zygomorphe parmi tous ceux que nous avons étudiés.

Corynostylis Mart.

Des trois ou quatre espèces qui constituent ce genre, une seule est assez répandue en Amérique Centrale: *Corynostylis arborea* (L.) BLAKE = *C. Hybanthus* MART.; c'est celle que nous avons étudiée ici.

Corynostylis arborea (L.) BLAKE.

(Pl. V, fig. 27 à 32)

Cette fleur est très fortement zygomorphe. A l'intérieur des cinq sépales égaux et sans appendices basaux, la corolle comprend deux pétales postérieurs petits, rétrécis en onglet à la base, deux pétales latéraux ovales, un peu plus grands et un

pétale antérieur beaucoup plus développé, ayant à sa base un éperon cylindrique qui fait longuement saillie entre les sépales antérieurs. Les étamines ont des filets courts, soudés les uns aux autres à la base en un anneau peu développé. Les deux étamines antérieures portent chacune un appendice dorsal très développé, inséré à la base de la partie libre de leur filet et sur le tube staminal, et pénétrant dans l'éperon du pétale antérieur. Ces deux appendices staminaux sont soudés l'un à l'autre jusque vers le milieu de leur longueur, puis leurs pointes sont libres; les étamines latérales présentent elles aussi un appendice tourné vers le bas, mais beaucoup plus réduit que celui des étamines antérieures; il est inséré non pas sur la face dorsale du filet, mais sur son bord antérieur et se trouve appliqué par conséquent contre le tube staminal. Les anthères sont grandes, allongées, terminées au sommet par une grande écaille membraneuse. L'ovaire est ovoïde, allongé, avec de nombreux ovules sur les trois placentas. Le style est genouillé à sa base, grêle et s'élargissant progressivement en une tête stigmatique bien développée, tournée vers l'avant. Du fait de la zygomorphie accentuée de cette fleur, les différents cycles floraux sont insérés obliquement sur le réceptacle, les pièces antérieures prenant naissance plus bas que les pièces postérieures.

L'anatomie ne montre pas de nervures principales bien différenciées dans les sépales et les pétales qui sont parcourus par un grand nombre de petits faisceaux, ramifiés en tous sens, et dont la réunion dans le réceptacle forme l'anneau conducteur, sans qu'il y ait différenciation de traces à structure simple. Seul le pétale antérieur présente une trace formée par un seul faisceau libéro-ligneux, mais celui-ci, dès son arrivée à la face interne de l'éperon, se divise en six ou sept faisceaux secondaires qui se ramifient abondamment d'abord dans l'éperon puis dans le limbe. Chaque étamine est alimentée par un gros faisceau libéro-ligneux; mais, ici aussi, les faisceaux staminaux se dissocient vers le bas dès leur entrée dans le réceptacle en une infinité de petits faisceaux qui vont entrer peu à peu dans le cylindre central. En outre, les appendices des étamines antérieures et latérales présentent quelques trachéides lâchement reliées au faisceau principal et n'atteignant pas l'extrémité de l'appendice. Dans l'ovaire, on trouve trois faisceaux placentaires gros et simples et trois faisceaux médians carpellaires peu ramifiés. A la base de l'ovaire, les trois placentaires se réunissent en un plexus sous-ovarien qui se résout un peu plus bas comme les autres traces en un grand nombre

de petits faisceaux. Les trois médians carpellaires se dissocient de même dès le niveau d'insertion des carpelles sur le réceptacle. Au sommet de l'ovaire, les faisceaux carpellaires et placentaires se ramifient et s'anastomosent sans pénétrer dans le style sauf le carpellaire antérieur et le placentaire postérieur, ce dernier, d'ailleurs, s'éteint dès la base du style et le carpellaire antérieur atteint seul le stigmate sans ramification.

La fleur de *Corynostylis* est donc une fleur très zygomorphe, remarquable par la structure de son androcée où les étamines antérieures et latérales ont des appendices possédant des trachéides et, d'autre part, par la structure des cordons conducteurs dans le réceptacle où ils sont divisés en une multitude de petits faisceaux épars dans le parenchyme.

Schweiggeria Spreng.

Ce genre est caractérisé en particulier par son stigmate trilobé, ce qui est une structure exceptionnelle chez les Violacées. Il ne comprend que deux espèces dont une seule est bien connue: *Schw. fruticosa* SPRENG. = *Schw. floribunda* ST. HIL., qui croît au Brésil.

Schweiggeria floribunda ST. HIL.

(Pl. VI, fig. 1 à 10)

Ici encore, la zygomorphie est très accentuée et atteint tous les cycles floraux. Les cinq sépales sont très inégaux. Les trois sépales externes: le postérieur et les deux antérieurs, sont grands, larges et foliacés; les deux internes latéraux sont beaucoup plus petits. Ces derniers, ainsi que le sépale postérieur, sont libres jusqu'à la base et ne portent aucun appendice au-dessous de leur insertion; au contraire, les deux sépales antérieurs sont prolongés en-dessous de leur point de fixation, et du côté externe, par des appendices arrondis, larges et foliacés. Ces appendices sont situés entre le pédoncule et l'éperon du pétale antérieur; en-dessous de leur niveau d'insertion, ils sont soudés l'un à l'autre sur une longueur de 360μ , formant ainsi une lame continue séparant le pédoncule de l'éperon; plus bas, ils deviennent indépendants l'un de l'autre. Cette morphologie du calice est tout à fait spéciale à la fleur de *Schweiggeria*, c'est le seul exemple que nous ayons rencontré où les appendices sépalaires soient inégalement

répartis entre les sépales et où les appendices présentent des soudures entre eux. La corolle montre elle aussi une zygomorphie très forte. Le pétale antérieur présente à sa base un éperon allongé faisant saillie à l'extérieur du calice en passant entre les deux sépales antérieurs; son limbe est grand et large. Les pétales latéraux et postérieurs ont tous à peu près la même taille, mais ils sont beaucoup plus courts et moins larges que l'antérieur; ils ne présentent pas de traces d'éperon à leur base. Les étamines ont des filets très courts, libres entre eux, alors que MELCHIOR parle de filets soudés. L'observation attentive de notre échantillon ne nous a pas permis d'y déceler les traces d'une séparation secondaire, mais comme nous n'avons observé qu'une seule fleur de cette espèce, il ne nous est pas possible de savoir si nous avons là une simple anomalie ou s'il y a une véritable erreur de la part de MELCHIOR. Les anthères sont allongées et ne sont surmontées par aucune écaille de connectif. Les deux étamines antérieures portent sur le dos de leur anthère chacune un appendice long et grêle pénétrant dans l'éperon du pétale antérieur. Les deux appendices staminaux sont séparés l'un de l'autre sur toute leur longueur. L'ovaire est petit, sphérique, inséré obliquement sur le réceptacle, ainsi d'ailleurs que toutes les autres pièces florales. Le style est fixé sur le sommet de la face antérieure de l'ovaire; il est grêle et genouillé à sa base, puis s'évase lentement vers le haut où il se termine par un stigmate de structure très spéciale. Celui-ci est constitué: 1° par un petit lobe hémisphérique antérieur un peu rabattu vers la base du style et recouvert de papilles stigmatiques; 2° à la face postérieure, par deux languettes allongées, soudées ensemble à leur base et libres au sommet. Cette structure si spéciale du stigmate a conduit plusieurs auteurs, en particulier GOEBEL (1933, page 1930), à conclure qu'il s'agirait là d'un caractère ancestral, chacun des lobes stigmatiques étant considéré comme le sommet d'un des trois carpelles constitutifs du gynécée typique des Violacées. Nous verrons plus loin que l'anatomie ne vient pas confirmer cette opinion. La cavité ovarienne porte trois placentas multiovulés, elle devient virtuelle au sommet de l'ovaire et à la base du style; dans celui-ci, la cavité stylaire circulaire s'élargit peu à peu vers le sommet pour venir enfin s'ouvrir largement entre les trois lobes stigmatiques.

L'obliquité de l'insertion des pièces florales sur le réceptacle ainsi que la mauvaise qualité des coupes dans cette région ne nous ont pas permis d'observer en détail les connexions vasculaires du réceptacle. Nous avons pu seulement constater que

les sépales externes sont parcourus par de nombreuses nervures ramifiées semblant provenir de trois nervures primordiales à la base. Dans les appendices des deux sépales antérieurs, on trouve de nombreux faisceaux provenant de la ramification des nervures du limbe sépalairé; mais, en outre, sur toute la hauteur où les deux appendices sont soudés ensemble, il existe dans la région de soudure un gros faisceau libéro-ligneux provenant du pédoncule et se divisant en deux branches se rendant dans la partie libre de chacun des appendices sépalaires. Dans le réceptacle, cette grosse nervure vient se souder à la nervure médiane du pétale antérieur. On peut sans doute l'interpréter comme résultant des deux nervures latérales sépalaires soudées. Les petits sépales latéraux ne présentent qu'un faisceau médian grêle et peu ramifié. Dans le pétale antérieur, l'éperon est parcouru par une seule nervure médiane non ramifiée, mais le limbe reçoit, outre cette nervure médiane de l'éperon, deux autres nervures latérales qui y pénètrent directement; l'ensemble de ces trois nervures se ramifie bientôt dans tout le limbe pétalaire. Les autres pétales sont parcourus par une nervure médiane peu ramifiée. Dans chaque étamine, on trouve un gros faisceau simple sans ramification; les appendices des étamines antérieures ne présentent pas d'appareil vasculaire. L'ovaire reçoit à sa base trois cordons placentaires simples qui ne se ramifient que dans les ovules et qui vont se terminer librement au sommet de l'ovaire; entre ces trois faisceaux, se trouvent les trois nervures médianes carpellaires peu ramifiées. Les deux postérieures sont grêles et se terminent au sommet de l'ovaire; l'antérieure, plus grosse déjà dans l'ovaire, parcourt celui-ci de bout en bout et pénètre seule dans le style. Arrivé sous le lobe antérieur stigmatique, ce faisceau subit une dichotomie et chacune de ses branches se rend dans un lobe stigmatique latéral.

L'anatomie du style et du stigmate ne permet donc pas d'admettre l'interprétation de GOEBEL. Les lobes latéraux du stigmate sont indubitablement des dépendances du carpelle antérieur bifurqué et non les extrémités des carpelles latéro-postérieurs dont les nervures ne prennent pas part à la constitution du style. Le lobe médian antérieur ne reçoit aucune nervure propre, il présente une structure histologique différente des deux autres lobes parenchymateux; il est en effet constitué par des cellules tubuleuses, entrelacées, laissant entre elles des espaces intercellulaires assez vastes et se terminant par les papilles stigmatiques; on doit donc le considé-

PLANCHE VI

FIG. 1 A 10. — *Schweiggeria floribunda*.

Fig. 1: Coupe N° 16 intéressant l'éperon du pétale antérieur *pa* dans lequel se trouvent les 2 appendices staminaux antérieurs *ap*; entre l'éperon et le pédoncule floral *ped* se trouve une lame formée par les oreillettes des 2 sépales antérieurs soudées; dans cette lame, les 2 faisceaux *fm* représentent les nervures médianes des sépales, le faisceau *n* situé au milieu de la pièce est formé par la fusion des nervures latérales sépalaires. — Fig. 2: Coupe N° 116 passant vers le milieu de l'ovaire; on y voit la grande inégalité entre les sépales externes et internes d'une part, et les pétales antérieur et latéro-postérieurs d'autre part; dans l'ovaire la nervure carpellaire antérieure est un peu plus forte que les 2 postérieures. — Fig. 3: Coupe N° 156 du sommet de l'ovaire montrant l'insertion du style sur la face antérieure de celui-ci; le placentaire postérieur se termine à ce niveau et le carpellaire antérieur pénètre seul dans le style. — Fig. 4: Coupe N° 210 du style où seule existe la nervure antérieure. — Fig. 5: Coupe N° 251 peu en-dessous du stigmate montrant la dichotomie de la nervure antérieure. — Fig. 6: Coupe N° 256 passant par la base du lobe antérieur stigmatique. — Fig. 7: Coupe N° 261 passant par le milieu du lobe antérieur. C'est à ce niveau que se terminent les ramifications de la nervure. — Fig. 8: Coupe N° 271 passant au-dessous du lobe antérieur, les 2 lèvres postérieures sont soudées. — Fig. 9: Coupe N° 281 au niveau de la séparation des 2 lobes stigmatiques postérieurs. — Fig. 10: Coupe N° 291 des 2 lobes postérieurs stigmatiques. (Fig. 1: x15; Fig. 2 et 3: x20; Fig. 4 à 10: x48).

FIG. 11 A 14. — *Viola odorata*, fleur cléistogame.

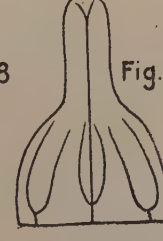
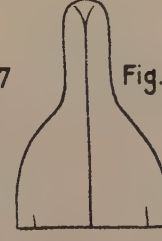
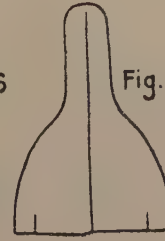
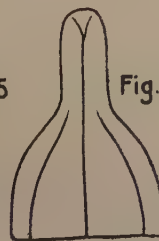
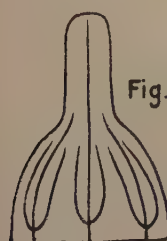
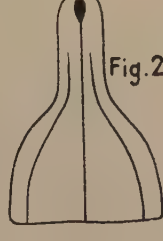
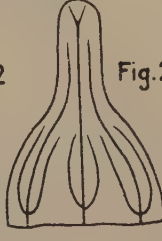
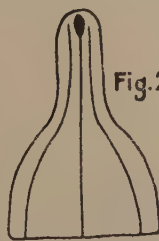
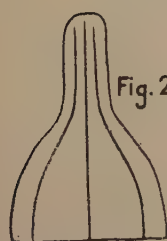
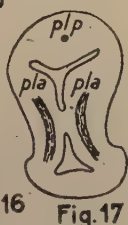
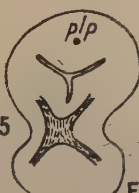
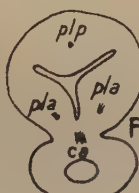
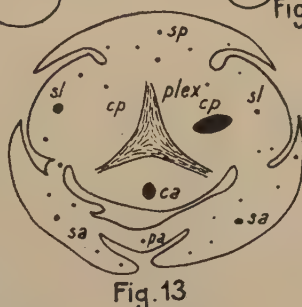
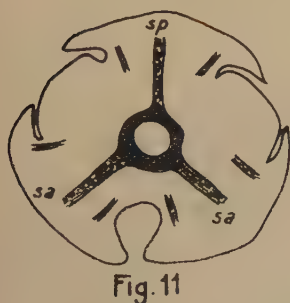
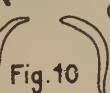
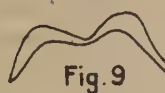
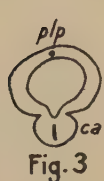
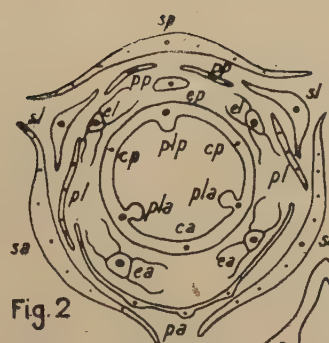
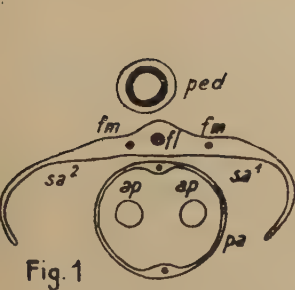
Fig. 11: Coupe N° 53 passant par la base du réceptacle et montrant les 3 premières branches issues du cylindre central pour constituer les nervures médianes des 3 sépales externes. — Fig. 12: Coupe N° 60 montrant les 3 branches alternes avec les précédentes et dont les ramifications se rendent dans les deux sépales internes, le pétale antérieur et les 3 carpelles. — Fig. 13: Coupe N° 64 passant par le plexus sous-ovarien dont les 3 branches alternent avec celles du cycle précédent. — Fig. 14: Coupe N° 71 de la base de l'ovaire divisé en 3 loges par des cloisons situées en face des faisceaux carpellaires; ceux-ci se ramifient à ce niveau et les 2 carpelles postérieurs n'ont pas de nervures médianes. (Fig. 11 à 14: x22).

FIG. 15 A 19. — *Viola elatior*, style d'une fleur cléistogame.

Fig. 15: Coupe N° 89 montrant le passage du faisceau carpellaire antérieur dans le style recourbé. — Fig. 16: Coupe N° 91 montrant les faisceaux placentaires antérieurs passant dans le style et se soudant au faisceau antérieur. — Fig. 17: Coupe N° 93 et Fig. 18: Coupe N° 95, passant par la jonction du canal stylaire avec la cavité stigmatique et par les faisceaux placentaires latéraux pénétrant dans le stigmate. — Fig. 19: Coupe N° 101 montrant la pénétration du faisceau placentaire postérieur dans le stigmate. (Fig. 15 à 19: x40).

Fig. 20 à 29: Schémas représentant la nervation du pistil dans les principales fleurs de Violacées. Le pistil est supposé fendu longitudinalement sur le milieu de sa face postérieure et déroulé sur un plan.

Fig. 20: *Rinorea physiphora*. *R. guianensis*. *Glecos pernum*. *Paypayrola*. — Fig. 21: *Rinorea Johnstonii*. — Fig. 22: *Rinorea ilicifolia*. — Fig. 23: *Rinorea rubrotincta*. — Fig. 24: *Rinorea Elliotii*. — Fig. 25: *Rinorea brachypetala*. *Isodendron*. *Amphirrhox*. *Agatea*. *Corynostylis*. *Viola odorata*. — Fig. 26: *Schweiggeria*. — Fig. 27: *Hybanthus*. — Fig. 28: *Anchietea*. — Fig. 29: *Viola tricolor*. *Noisetia* (?).



rer comme une simple néo-formation stigmatique sans valeur morphologique.

La fleur de *Schweiggeria* est donc une fleur très zygomorphe dans toutes ses parties, y compris le calice et dans laquelle le style et le stigmate présentent une disposition anatomique analogue à celle des autres Violacées à fleurs très zygomorphes. Elle ne peut en aucune manière être considérée comme une forme de transition vers les types actinomorphes ou comme comportant des caractères ancestraux dans son gynécée. C'est tout au contraire une fleur très évoluée où la zygomorphie très accusée atteint tous les cycles floraux.

Noisettia H. B. K.

Ce genre se rapproche des *Schweiggeria* par son stigmate trilobé, mais s'en distingue essentiellement par ses sépales égaux. Il ne comprend qu'une seule espèce sud-américaine : *N. longifolia* H. B. K. = *N. orchidiflora* (RUDGE), GING.

Noisettia longifolia H. B. K.

L'unique fleur dont nous disposions était en mauvais état : le calice ayant été déchiré avec une partie du réceptacle, et le style étant brisé ; de plus, la fleur, mal orientée sur le microtome, fut coupée très obliquement. Il nous a donc été impossible d'en faire une étude détaillée et complète. Cependant, l'ovaire et la base du style étaient bien conservés et permettaient quelques observations intéressantes. Les placentas sont parcourus chacun par un faisceau ; ces trois faisceaux placentaires sont issus d'un plexus sous-ovarien bien développé, et se terminent au sommet de l'ovaire. Les deux carpelles postérieurs présentent une nervure médiane très courte qui, dès la base de l'ovaire, se dichotomise en donnant deux branches qui vont longer les placentas ; de ce fait, il n'y a pas de nervure médiane dans toute la région ovarienne des carpelles postérieurs. Au contraire, le carpelle antérieur possède trois nervures : une médiane et deux latérales. Au sommet de l'ovaire, toutes ces nervures s'éteignent sauf la nervure antérieure, qui se poursuit dans le style inséré ici encore à la face antérieure de l'ovaire. Nous n'avons pas pu suivre le trajet de cette nervure dans le stigmate trilobé qui termine ce style, mais le fait que la nervure antérieure seule

pénètre dans le style montre bien que, chez *Noisettia*, comme chez *Schweiggeria*, les trois lobes stigmatiques ne représentent pas l'extrémité des trois carpelles, mais simplement une ramification du seul carpelle antérieur. Le pistil de *Noisettia* présente donc une zygomorphie très accusée, à la fois dans le style, innervé par le seul carpelle antérieur, et dans l'ovaire, où les carpelles postérieurs n'ont pas de nervure médiane. Par là, la fleur de *Noisettia* se rapproche du type *Viola tricolor*, c'est-à-dire d'un type très évolué et ne saurait en aucune manière, pas plus que celle de *Schweiggeria*, être considérée comme une forme de passage aux fleurs régulières à trois carpelles égaux.

Viola L.

Comme nous l'avons vu dans la bibliographie, le genre *Viola* a été de beaucoup le plus étudié; de nombreuses et excellentes descriptions de la morphologie et de l'anatomie florales de ce genre ont déjà été données. Nous avons observé nous-mêmes les fleurs de la plupart des espèces indigènes; presque toujours nous n'avons fait que vérifier les descriptions de nos prédécesseurs. Nous ne reprendrons donc pas en détail l'étude de la fleur des *Viola*; nous nous contenterons seulement de faire quelques remarques sur certains points de détail que nous avons observés et dont l'interprétation présente quelque intérêt.

On sait depuis longtemps que, dans le genre *Viola*, il existe deux types de fleurs, les unes chasmogames généralement stériles, les autres cléistogames et fertiles. La distinction entre les deux types n'est d'ailleurs pas absolue, d'une part, parce qu'il y a des formes de passage progressif entre les deux (cf. en particulier BERGDOLT, 1932; pp. 58 et sq.), d'autre part, parce que les fleurs chasmogames peuvent être fertiles comme les fleurs cléistogames. On peut le constater facilement en observant des fruits de *Viola odorata*, par exemple: les uns, peu nombreux d'ailleurs, sont surmontés par le style long et terminé en bec qui caractérise les fleurs chasmogames; d'autres, plus nombreux, présentent le style court et courbé en crosse des fleurs cléistogames. Nos observations ont porté sur les deux types de fleurs, mais surtout sur les fleurs cléistogames qui ont été moins étudiées anatomiquement.

I. — *Fleurs chasmogames*

Viola tricolor L.

L'anatomie florale de *Viola tricolor*, souvent étudiée, a été parfois l'objet de descriptions contradictoires ou erronées. Une des erreurs les plus importantes est celle qu'a faite VAN TIEGHEM (1868) dans la description anatomique du pistil, description sur laquelle il a basé son interprétation qui est encore généralement admise de nos jours. Selon VAN TIEGHEM, dans l'ovaire de *Viola tricolor*, les placentas ont plusieurs faisceaux parallèles qui peuvent contracter des anastomoses avec les nervures médianes des carpelles adjacents; d'après ce caractère, l'auteur conclut que les placentas ne peuvent être autre chose que les marges de la feuille carpellaire. Or cette description est doublement erronée. D'une part, chez *Viola tricolor*, seul le carpelle antérieur présente une nervure médiane, les deux carpelles latéraux n'en ont pas, mais possèdent seulement deux nervures latérales résultant de la ramification de la nervure principale dès la base de l'ovaire. Cette disposition a d'ailleurs été déjà décrite par SAUNDERS (1927). D'autre part, il n'existe jamais d'anastomoses entre le système placentaire et le reste du système carpellaire; ces deux systèmes sont parfaitement indépendants dans toute la hauteur de l'ovaire. C'est seulement tout à fait au sommet de l'ovaire qu'il y a de petites nervures reliant les deux groupes de faisceaux. Des anastomoses peuvent exister entre les systèmes carpellaires de deux carpelles voisins; mais elles passent à l'extérieur des faisceaux placentaires sans se souder à eux. Cela avait déjà été noté, peu de temps après VAN TIEGHEM, par TRÉCUL (1875). Les systèmes carpellaires et placentaires sont séparés en effet par une bande de tissu à petites cellules, coiffant les faisceaux placentaires, et s'étendant de chaque côté à la face interne des carpelles. L'existence de ce tissu différencié, séparant les faisceaux carpellaires et placentaires, a déjà été notée par BLISS (1912). Nous étudierons en détail sa structure et son évolution en décrivant l'organogénèse florale. L'argumentation de VAN TIEGHEM, pour le pistil de *Viola tricolor*, est donc fondée sur des bases entièrement erronées, elle doit donc être rejetée sous cette forme.

Viola alba BESS.

En observant la nervation de l'éperon du pétale antérieur de *Viola alba*, nous avons pu constater que cet organe est parcouru non seulement par la nervure médiane, mais en outre par deux nervures latérales, descendant jusqu'au tiers environ de l'éperon et courbées en U dans cette région. Or, chez *Viola odorata*, comme BUGNON l'a signalé et comme nous l'avons vérifié, l'éperon est parcouru par la seule nervure médiane. C'est sur cette observation que BUGNON homologue l'éperon au pétiole de la feuille végétative. Cette conclusion, qui peut être soutenue pour *Viola odorata*, ne peut donc pas être étendue directement et sous cette forme à *Viola alba*, puisque, dans cette dernière espèce, la zone d'élongation intéresse aussi les nervures latérales représentant, selon BUGNON, les faisceaux stipulaires.

C'est aussi dans une fleur de cette espèce que nous avons pu observer quelques trachéides courtes et isolées dans les appendices staminaux; mais ici, comme chez *Corynostylis arboorea*, ces éléments vasculaires ne sont pas reliés au faisceau staminal principal et doivent donc être considérés comme des formations locales indépendantes du système vasculaire général.

II. — *Fleurs cléistogames*

Les descriptions morphologiques des fleurs cléistogames des *Viola* de la section *Nomimum* sont nombreuses, et on a souvent signalé l'existence de formes de passage progressif entre les fleurs chasmogames et les fleurs cléistogames. La réduction des pièces florales et principalement de celles de la face postérieure, peut, en effet, être très variable selon les espèces et même dans les différentes fleurs d'une même espèce ou d'un même individu. Nous ne reprendrons pas ces descriptions morphologiques, nous signalerons seulement quelques observations anatomiques faites sur différentes espèces.

Viola odorata L.

(Pl. VI, fig. 11 à 14)

Dans cette espèce, on peut observer, dans le réceptacle, une symétrie trimère extrêmement nette. En effet, à un niveau

donné (pl. VI, fig. 11), les trois gros faisceaux médians des deux sépales antérieurs et du sépale postérieur se séparent ensemble de l'anneau conducteur du pédoncule. Puis, à un niveau un peu supérieur (pl. VI, fig. 12), trois autres faisceaux se séparent en alternance avec les précédents: deux d'entre eux vont aux sépales latéraux, le troisième au pétale antérieur. C'est aussi de ces branches que partent les trois faisceaux carpellaires (pl. VI, fig. 13); puis, tout de suite au dessus, on rencontre le plexus sous-ovarien de forme nettement triangulaire et dont les extrémités forment les trois faisceaux placentaires. Les autres pièces florales, c'est-à-dire les quatre pétales latéraux et postérieurs et les cinq étamines, qui sont développées et fonctionnelles dans cette fleur, sont alimentées par des nervures grêles qui se détachent des autres traces florales et non de l'anneau conducteur du pédoncule, et qui, par conséquent, ne viennent pas modifier la trimérie de l'appareil vasculaire central. Cette trimérie anatomique n'est d'ailleurs pas propre aux fleurs cléistogames de *Viola odorata*; nous avons pu la retrouver dans la plupart des fleurs cléistogames que nous avons observées et d'autant plus nettement que la réduction des pièces florales est plus poussée. D'ailleurs, TRÉCUL l'a déjà signalée dans les fleurs chasmogames de *Viola tricolor*, où elle est cependant moins nette, les nervures secondaires étant plus grosses. Il est intéressant de remarquer que, dans les fleurs cléistogames, le gynécée prend une importance relative plus considérable que dans les fleurs chasmogames, puisque les pétales et les étamines sont très réduits; il n'est donc pas très surprenant de constater que le pistil impose en quelque sorte son type de symétrie, c'est-à-dire la trimérie, au reste de la fleur et en particulier au réceptacle.

Outre cette trimérie fondamentale, les fleurs cléistogames de *Viola odorata* nous ont montré assez fréquemment, mais non toujours, une autre structure intéressante. A la base du pistil, la cavité ovarienne est souvent divisée en trois loges rudimentaires par des replis parenchymateux peu élevés partant des parois et se réunissant au centre. Nous avons déjà cité plus haut des dispositions analogues dans les fleurs de différentes espèces (*Rinorea physiphora* et *guianensis*, par exemple); mais ici, les replis, au lieu d'être situés en face des placentas, sont situés en face des nervures médianes des carpelles et se prolongent sur les parois ovariennes par trois courts bourrelets longitudinaux interplacentaires. Cette structure nous montre que la région médiane des carpelles et les placentas peuvent, de ce point de vue, se comporter de la même

façon; par conséquent, si dans l'interprétation classique du pistil, l'on pouvait expliquer l'existence de bourrelets placentaires par un simple repli des bords de la feuille carpellaire, cette explication n'est pas applicable dans le cas présent.

Viola elatior FRIES

(Pl. VI, fig. 15 à 19)

La fleur cléistogame de *Viola elatior* nous a montré une anatomie tout à fait particulière du style. Comme dans toutes les fleurs cléistogames et chasmogames de *Viola*, seul le carpelle antérieur prolonge sa nervure médiane dans le style et le stigmate; mais ici, outre cette nervure antérieure, les trois faisceaux placentaires pénètrent eux aussi dans le style et vont se terminer dans le stigmate en même temps que la nervure carpellaire antérieure. Dans le style, les deux placentaires latéraux se soudent les uns aux autres ainsi qu'au carpellaire antérieur. Cette soudure peut sans doute être considérée comme la conséquence de la forte courbure de ce style vers l'avant. Comme les placentaires sont très gros dans cette région, ils n'auraient pas la place d'être isolés l'un de l'autre et du carpellaire antérieur. Au contraire, le placentaire postérieur, qui parcourt le style du côté externe de la courbure, reste complètement isolé des autres faisceaux jusqu'à sa terminaison stigmatique. Cette structure est intéressante à signaler, car c'est le seul cas que nous ayons rencontré dans toute la famille, où les placentaires prennent une part aussi importante dans l'innervation du style. Nous avons d'ailleurs rencontré une structure voisine dans les fleurs cléistogames de *Viola mirabilis*, où les faisceaux placentaires pénètrent aussi dans la base du style sur une longueur de 200μ , le style ayant une longueur totale de 600μ ; mais, dans cette fleur, les deux tiers supérieurs du style et le stigmate sont alimentés seulement par la nervure carpellaire antérieure plus longue.

Enfin, chez *Viola elatior*, et à un moindre degré chez *Viola odorata* et *Viola alba*, nous avons pu observer un ovaire partiellement infère analogue à celui que nous avons déjà observé chez *Gloeospermum sphaerocarpum* ou *Paypayrola guianensis*; mais ici, du fait sans doute du développement très réduit des pétales et étamines postérieurs, représentés par de simples poils, la soudure de l'ovaire et du calice a lieu sur une longueur assez grande à la face postérieure, bien plus courte au contraire à la face antérieure.

Ces quelques observations des fleurs de *Viola* nous mon-

trent surtout que, dans les fleurs cléistogames, le gynécée prend un développement relatif considérable et c'est à ce fait que l'on doit sans doute attribuer d'une part, la trimérie réceptaculaire, d'autre part, la riche innervation du style par les faisceaux carpellaires et placentaires.

Leonia Ruiz et Pav.

Par son organisation florale (préfloraison, structure des étamines) comme par la structure de son fruit, le genre *Leonia* s'éloigne, nous l'avons vu, des autres Violacées et constitue à lui seul la sous-famille des *Leonioideae*. Il ne renferme que trois espèces du bassin de l'Amazone: la plus répandue est *L. glyxicarpa* RUIZ et PAV. et c'est elle que nous avons étudiée.

Leonia glyxicarpa RUIZ et PAV.

(Pl. VII, fig. 1 à 8)

La fleur est régulière et constituée par cinq sépales petits, arrondis, disposés comme chez beaucoup de Violacées: trois sépales externes, deux antérieurs et un postérieur, un peu plus gros, sont insérés un peu en dessous des deux internes latéraux, plus petits. La corolle est constituée par cinq pétales égaux, alternes avec les sépales qu'ils dépassent, minces à la base et plus charnus au sommet; sur notre fleur déjà épanouie, la préfloraison n'était plus nettement visible. L'androcée est constitué par cinq étamines épisépales, dont l'anthère est constituée par un connectif épais portant latéralement des sacs polliniques petits s'ouvrant par déhiscence latérale. L'anthère n'est surmontée par aucune écaille contrairement à ce que l'on rencontre dans toutes les autres Violacées. Les filets sont entièrement soudés en un tube staminal assez long et charnu qui dépasse l'ovaire. A la base de la fleur, ce tube staminal vient se confondre avec la base des pétales formant ainsi un court tube stamino-pétalaire. Ce dernier vient de souder à la base de l'ovaire au dessus de l'insertion calicinale, de sorte qu'il semble exister un bref entre-nœud entre le calice et la corolle. L'ovaire est petit, globuleux, présentant une seule loge portant cinq placentas pariétaux, multiovulés. Il passe progressivement à un style assez court, qui porte à son sommet trois appendices latéraux en forme d'aile, au centre desquels se trouve le stigmate.

Les sépales sont parcourus par un grand nombre de petites

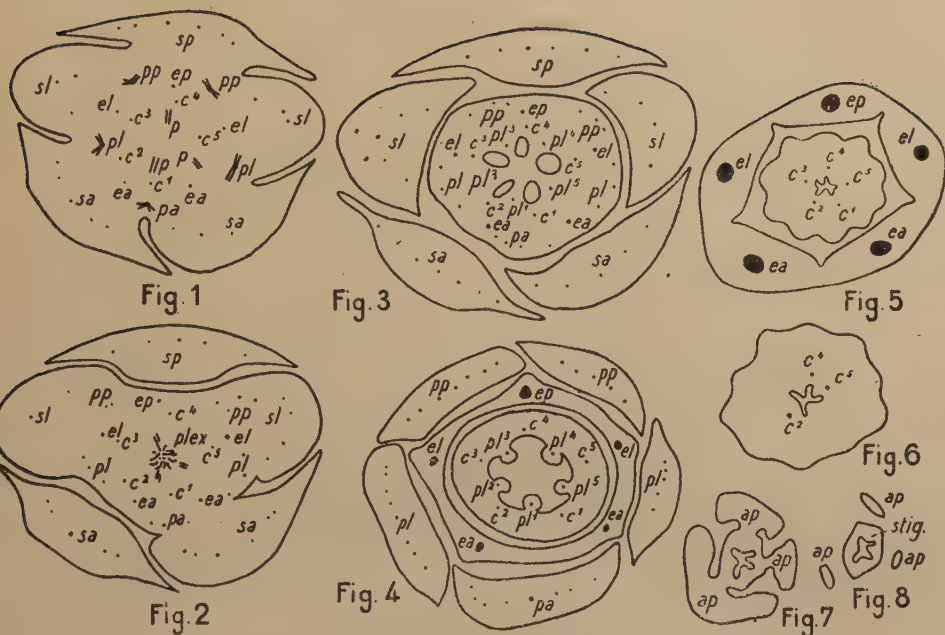


PLANCHE VII

FIG. 1 à 8. *Leonia glydicarpa*.

Fig. 1: Coupe n° 53 dans le réceptacle, un peu en dessous de l'insertion des sépales. Les traces sépalaires sont plurifasciculées, les traces pétalaires se trifurquent à ce niveau; l'alternance des trois cycles externes est régulière, mais les cinq faisceaux carpellaires c_1 à c_5 ne sont pas disposés symétriquement par rapport aux traces des pièces externes; trois faisceaux p relient le plexus sous-ovarien aux autres faisceaux. — Fig. 2: Coupe n° 58 passant au niveau du plexus sous-ovarien. La disposition des faisceaux est sensiblement la même que sur la coupe précédente: — Fig. 3: Coupe n° 64 passant par la base de la cavité ovarienne. Les cinq sépales sont isolés du réceptacle, alors que toutes les autres pièces florales ont encore soudées ensemble. La cavité ovarienne est divisée en cinq loges rudimentaires. Les faisceaux c_1 et c_2 sont situés entre les traces pétalaires et staminales, alors que c_3 , c_4 et c_5 sont en face des faisceaux staminiaux. — Fig. 4: Coupe n° 115 passant au-dessus des sépales et dans l'ovaire et montrant nettement la pentamérie de celui-ci. Les faisceaux carpellaires sont sensiblement en face des étamines. — Fig. 5: Coupe n° 162 intéressant la base du style, où les cinq faisceaux carpellaires sont semblables, et le sommet du tube staminal. — Fig. 6: Coupe n° 204 vers le milieu du style, où trois faisceaux carpellaires dépassent les deux autres. — Fig. 7: Coupe n° 219 passant par la base des appendices stigmatiques. Le style n'a plus d'appareil vasculaire à ce niveau. — Fig. 8: Coupe n° 221 passant par le sommet des appendices staminiaux. (Fig. 1 à 5: $\times 14$; Fig. 6 à 8: $\times 20$).

nervures ramifiées ne s'unissant pas entre elles à la base en une nervure unique. Les pétales, de même, sont parcourus par des faisceaux nombreux et grêles, et c'est seulement au dessous de l'insertion du calice que ces faisceaux se réunissent en une nervure médiane unique. Les étamines ne reçoivent, elles, qu'un seul cordon, grêle dans le réceptacle, gros et épais au sommet du tube staminal et s'amincissant dans le connectif. Dans l'ovaire, les cinq faisceaux médians carpellaires sont simples à la base et vont s'insérer irrégulièrement, semble-t-il, sur les faisceaux pétalaires et staminaux. Il n'y a pas ici alternance régulière des cycles floraux et les cinq carpelles, étant de taille inégale, sont, les uns à peu près épipétales, les autres à peu près épisépales. Dans la paroi de l'ovaire, les nervures carpellaires se ramifient abondamment, mais les branches latérales s'éteignent à la base du style. Dans celui-ci, on trouve donc seulement les cinq faisceaux carpellaires principaux qui, à ce niveau, sont assez régulièrement situés en face des étamines. Vers le sommet, sous la région pourvue d'appendices, deux de ces faisceaux se terminent avant les trois autres, de sorte que le sommet du style est parcouru par trois nervures seulement. Celles-ci ne sont d'ailleurs pas disposées symétriquement par rapport à la fleur, puisqu'il y en a une postérieure, une latéro-postérieure et une latéro-antérieure du côté opposé. Ces trois nervures plus longues sont situées à peu près en face des appendices du sommet du style, mais elles ne les atteignent pas. Le système vasculaire placentaire est constitué par cinq faisceaux simples qui parcourent les placentas sur toute leur longueur. Sous l'ovaire, ces cinq faisceaux s'unissent en un petit plexus, d'où partent vers le bas trois faisceaux seulement qui vont se joindre aux autres traces florales.

Cette fleur de *Leonia* est donc remarquable par sa régularité et l'isométrie de tous ses cycles; il faut remarquer cependant que celle-là est loin d'être parfaite, les cinq carpelles ne sont pas en alternance régulière avec les étamines, ils leur sont même presque superposés au sommet; d'autre part, la tendance à la trimétrie est très nette ici par la morphologie et l'anatomie du sommet du style comme par l'insertion du plexus placentaire sur les autres traces florales. Il faut noter d'ailleurs que le pistil de *Leonia* peut comprendre quatre ou cinq carpelles et nous avons nous-mêmes, sur la même inflorescence, rencontré des fleurs à ovaire tétramère. En outre, les auteurs citent, avec un doute d'ailleurs, des ovaires trimères. Cette tendance à la trimétrie est un caractère qui rap-

proche ainsi nettement les *Leonia* des autres Violacées et la conception actuelle de la position systématique de ce genre semble confirmée par l'anatomie florale.

§ 4. — Conclusions de l'étude de morphologie et d'anatomie comparées

Nous avons vu, au début de ce travail, la multiplicité des théories explicatives de la fleur en général, et de celle des Violacées en particulier. Maintenant que nous avons fait une étude assez étendue de la morphologie et de l'anatomie florales dans l'ensemble de cette famille, essayons de voir comment ces diverses théories sont en accord, ou au contraire en contradiction, avec les faits que nous avons pu observer. Nous tenterons tout d'abord de résoudre la question de la valeur morphologique de la fleur et de ses différentes parties, puis nous tirerons les autres conclusions secondaires qui peuvent se déduire des faits observés.

I. — Valeur morphologique des pièces florales

Notons tout d'abord que nous ne pouvons examiner ici que les théories foliaires de la fleur. En effet, tous les auteurs qui veulent nier l'hypothèse de la métamorphose se sont appuyés, comme nous l'avons vu, sur des arguments ontogéniques ou paléontologiques que nous n'avons pas à connaître maintenant. L'anatomie comparée de la fleur, seule, ne peut apporter aucune lumière sur ces théories que nous n'envisagerons donc pas ici.

PLAN GÉNÉRAL DE LA FLEUR

Examinons tout d'abord le plan général d'organisation de la fleur. Notre étude comparée nous a montré une grande homogénéité dans la famille des Violacées. Partout, nous avons rencontré le type 5 pour le calice, la corolle et l'androcée; la trimérie existe presque toujours dans le pistil, sauf quelques exceptions que nous examinerons quand il s'agira du pistil. Cette uniformité du plan général d'organisation s'oppose formellement à la vieille théorie de GINGINS (1823) reprise par GERBAULT (1908-1909) et plus récemment par BERGDOLT (1932) sur des arguments principalement tératologiques. Dans aucun

des cas examinés nous n'avons vu de trace des soudures ou atrophies nécessaires à cette théorie. Rien, en particulier, ne permet de considérer le pétale antérieur comme étant de nature double ou multiple. Dans toutes les fleurs régulières des *Rinorea*, *Gloeospermum*, *Melicytus*, *Hymenanthera*, *Iso-dendrion*, le pétale antérieur est exactement semblable aux autres, présentant la même forme et la même nervation. Nous pouvons donc conclure que la pentamérie est le type fondamental de symétrie pour la fleur des Violacées. A cette pentamérie se superpose la trimérie habituelle du gynécée. Très généralement, cette trimérie est limitée au pistil exclusivement. Dans quelques cas cependant, elle imprime sa marque, d'une part, dans la morphologie du réceptacle ou des autres cycles floraux, d'autre part, dans leur anatomie. Nous avons observé cette modification de symétrie morphologique en particulier chez *Hymenanthera Banksii*, où trois côtes parenchymateuses radiales relient le pistil à l'androcée; il y a ainsi une trimérie morphologique hors du pistil analogue à celle qui existe à l'intérieur du pistil, quand celui-ci est divisé en trois loges rudimentaires, comme c'est le cas chez *Rinorea guianensis* ou *R. ilicifolia*. Mais le cas de l'*Hymenanthera* est peu démonstratif puisque le pistil y est dimère. Chez *Viola*, c'est dans le calice que la trimérie apparaît, les trois sépales externes étant plus gros que les internes. De même, nous avons rencontré une trimérie anatomique se traduisant par le fait que les faisceaux pédonculaires, même ceux des pièces externes, se séparent les uns des autres suivant des étoiles à trois branches. Ce fait est déjà net chez *Hymenanthera Banksii*, mais surtout chez *Viola* et en particulier dans les fleurs cléistogames. Il semble donc logique de conclure que la pentamérie des cycles floraux externes est le caractère primitif et tout à fait constant dans la famille. La trimérie du pistil est un caractère secondaire présentant des exceptions dans les fleurs les plus primitives (*Leonia*, *Melicytus*, *Hymenanthera*) et s'étendant aux autres cycles dans les fleurs évoluées (*Viola* cléistogames).

Un deuxième point concernant le plan général de la fleur est l'insertion spiralée ou cyclique des pièces florales. Dans la fleur de *Viola*, de beaucoup la plus étudiée, toutes les pièces sont insérées suivant des verticilles, mais la préfloraison de la corolle, comme l'inégalité et la disposition des sépales (trois externes et deux internes) laisse supposer une insertion primitivement spiralée. Cela est fréquemment confirmé par la morphologie comparée des autres genres. Dans certains types, plus primitifs de ce point de vue, nous avons mis en évidence

en effet une disposition très nettement spiralee du calice. Rappelons, en particulier, les *Amphirrhox*, *Rinorea ilicifolia* et *R. Elliotii* où la disposition spiralee est très nette, à la fois par le niveau d'insertion des sépales, et par leur taille croissante du sépale 1, antérieur, au sépale 5, latéral. Cependant, dans d'autres fleurs, toute trace de structure spiralee a disparu; c'est ce qui se passe en particulier chez les *Hymenanthera* et les *Melicytus*, où la structure apparaît verticillée dans tous les cycles floraux, les sépales étant tous semblables et insérés au même niveau. De ce point de vue, la famille des Violacées montre donc une série de formes de passage entre la structure spiralee et la structure cyclique. Son classement, par EICHLER, par exemple, parmi les spiralo-cycliques est donc parfaitement justifié. Il est intéressant de remarquer cependant que, de ce point de vue, l'évolution ne suit pas celle que l'on admet généralement dans cette famille, puisque c'est dans les fleurs actinomorpes (*Melicytus*, *Hymenanthera*) que l'on trouve la disposition verticillée la plus nette, alors que chez *Viola*, très zygomorphe, le calice montre encore des restes de la disposition spiralee.

Enfin, on admet généralement que les Violacées doivent être rangées parmi les Dialypétales et aussi dans l'ancien groupe des Thalamiflores, c'est-à-dire que les fleurs y ont des pièces libres, insérées sur un réceptacle convexe ou plan. Notre étude comparée nous a montré que cela était vrai dans la majorité des cas, mais qu'il y avait cependant quelques exceptions. C'est encore les genres *Melicytus* et *Hymenanthera* qui les montrent de même que *Paypayrola guianensis*. Chez ceux-ci, en effet, calice, corolle et androcée sont soudés à la base en un tube commun plus ou moins long. Il y a donc ici une tendance à la gamosépalie et à la gamopétalie et à l'insertion caliciflore des étamines. Cela est rare dans la famille et ces soudures ont toujours lieu sur de brèves longueurs seulement. Sans entrer dans une discussion générale sur l'interprétation de ces structures, pour laquelle nous n'avons pas de bases suffisantes dans la seule anatomie comparée, nous pouvons admettre provisoirement que ce tube résulte de la soudure des bases des pièces florales constitutantes; nous n'y avons jamais rencontré, en effet, de faisceaux réfléchis ou inverses qui prouveraient, selon VAN TIEGHEM, une origine réceptaculaire. Mais les discussions de BUGNON (1928, *a* et *b*) ont montré que cela ne constituait pas un argument suffisant contre cette dernière hypothèse. Dans d'autres fleurs (*Rinorea guianensis*, *Amphirrhox surinamensis*, etc.), nous avons

observé l'existence d'un tube staminal à la base de l'androcée, les pièces du périanthe étant libres; il semble qu'on peut encore admettre que ce tube staminal résulte d'une simple soudure des filets à la base. Ailleurs, enfin, nous avons noté l'existence d'un ovaire partiellement infère, par exemple, chez *Gloeospermum*, *Paypayrola guianensis* et quelques *Viola*. Jamais, d'ailleurs, l'ovaire n'est complètement infère, il ne l'est au plus que par sa base. Ici encore, nous n'entrerons pas dans la discussion générale de l'ovaire infère, les exemples que nous avons étudiés étant trop peu nombreux, et ce caractère étant trop peu marqué pour que nous puissions en faire une discussion sérieuse dans cette famille. On peut aussi admettre provisoirement que ce caractère résulte simplement d'une extension des soudures au pistil, ou tout au moins à sa base. On pourrait donc, de ce point de vue aussi, établir une série évolutive comprenant d'abord *Rinorea guianensis*, *Amphirrhox surinamensis* où seuls les filets staminaux sont soudés, puis les *Melicytus* et *Hymenanchera* où les soudures atteignent la corolle et le calice, et enfin *Paypayrola guianensis* et *Gloeospermum sphaerocarpum* où elles atteignent aussi le pistil ; mais la série ainsi obtenue ne concorde pas avec l'ordre d'évolution généralement admis dans la famille. S'opposant à la structure inférovariée, nous avons observé parfois l'existence d'un court gynophore sous l'ovaire (*Rinorea physiphora*, *R. brachypetala*, *Paypayrola grandiflora*). Cet organe ne représente peut-être pas un véritable entre-nœuds infra-carpellaire, mais plutôt seulement une soudure complète de la base des trois carpelles. Cependant, chez *Rinorea rubroincta*, le plexus sous-ovarien s'y trouve et ceci serait, semble-t-il, plutôt en faveur de la première hypothèse.

Ayant vu les principaux faits concernant la disposition générale des pièces, examinons maintenant les conclusions que l'on peut tirer de notre étude de morphologie et d'anatomie comparées concernant la valeur morphologique des différentes pièces.

SÉPALES

En général, les auteurs qui ont étudié la fleur de *Viola* ont considéré les sépales comme des feuilles transformées, mais sans préciser quelles parties de la feuille entraient dans la constitution du sépale. C'est seulement BUGNON qui a précisé ce point en interprétant le sépale de *Viola odorata* comme un hypophyllode constitué par une base foliaire portée par un

podode ou pétiole infra-stipulaire. Cette interprétation est basée essentiellement sur la forme des sépales de *Viola odorata* qui présentent des oreillettes prolongeant le limbe en dessous de son insertion. L'étude comparée des fleurs d'autres Violacées ne permet pas de généraliser cette conclusion. Ces appendices constituent, en effet, presque une exception dans la famille, puisqu'on ne les rencontre guère que chez *Viola* et qu'ils manquent même dans les genres les plus voisins (*Agatea*, *Anchietea*, *Corynostylis*). On peut noter cependant que, dans certaines espèces ne présentant pas d'autres affinités par ailleurs, ni entre elles, ni avec le genre *Viola* (*Rinorea Johnstonii*, *R. guianensis* et *Hybanthus enneaspermus*, par exemple), les sépales possèdent une crête longitudinale dorsale se prolongeant sur le réceptacle et le sommet du pédoncule, en-dessous de l'insertion du sépale. Cette crête est toujours entièrement parenchymateuse, sans faisceau libéro-ligneux, alors que les appendices de *Viola* en contiennent. Il ne semble pas impossible cependant de voir dans ces crêtes une évolution vers le sépale de *Viola* qui dériverait de ce type par la formation d'une zone de croissance intercalaire se formant au niveau d'insertion et amenant l'éloignement du sépale et la séparation de la crête et du pédoncule. Ce point de vue n'est d'ailleurs pas en contradiction avec celui de BUGNON puisque, pour cet auteur, c'est justement la croissance en dessous du pétiole foliaire qui donne au sépale sa valeur de phyllome hypopelté. Cependant, l'hypothèse de BUGNON implique que le sépale est constitué par toute la feuille, c'est-à-dire le lobe pétio-limbaire et les lobes stipulaires ou tout au moins leurs bases. Cette conclusion a été établie par l'auteur pour le cas de *Viola odorata*, mais peut-elle s'étendre aux fleurs d'autres Violacées? Cela nous semble difficile, car on rencontre dans les sépales de grandes variations de nervation. Si le type anatomique décrit par BUGNON se rencontre dans d'assez nombreuses espèces caractérisées par des sépales à trois nervures parallèles plus ou moins ramifiées (*Rinorea guianensis*, *Hybanthus*, *Agatea*, *Anchietea*, etc.), on rencontre des sépales présentant de nombreuses nervures, petites, à peu près parallèles (*Corynostylis arborea*, *Rinorea ilicifolia*), s'insérant indépendamment ou ensemble; dans ces derniers sépales, on ne peut donc distinguer, anatomiquement, les différentes parties constitutives de la feuille végétative. Il faut remarquer d'ailleurs que, dans quelques cas, comme par exemple chez *Amphirrhox surinamensis*, *Rinorea Johnstonii* et *R. ilicifolia*, où le calice est nettement spiralé, la nervation n'est pas la même

dans tous les sépales d'une même fleur, les uns recevant un faisceau, les autres trois ou davantage. Il semble donc que l'on ne puisse pas, sur les bases de l'anatomie comparée, établir une conclusion générale valable pour toute la famille au sujet de l'interprétation morphologique des sépales, cette structure étant trop facilement modifiée, parfois simplement par la taille du sépale. Tout au plus pourrions-nous distinguer quatre types de sépales, répartis sans ordre dans toute la famille :

1° Sépale à trois nervures, sans appendices, représentant le lobe médian et les stipules et, par conséquent, le phyllome complet (cas le plus fréquent) ;

2° Sépale à trois nervures, avec appendices, représentant alors un phyllome hypopelté (*Viola*) ;

3° Sépale à une seule nervure, ne représentant peut-être que le lobe médian de la feuille végétative (*Melicytus*, *Hymenanthera*) ;

4° Sépale à nervation parallèle, sans homologie directe apparente avec la feuille végétative à deux stipules qui est la règle dans la famille (*Amphirrhox surinamensis*, *Isodendron*, *Rinorea ilicifolia*).

PÉTALES

Comme pour les sépales, l'interprétation détaillée des pétales de Violacées n'a guère été tentée que par BUGNON. Pour cet auteur, chaque pétale de *Viola odorata* est un phyllome complet formé par les stipules et le lobe médian ; ce point de vue s'appuie, en particulier, sur la nervation à trois faisceaux principaux des pétales. Partant de là, BUGNON peut interpréter l'éperon du pétale antérieur comme une région de croissance intercalaire située au-dessus des lobes stipulaires et représentant par conséquent le pétiole. Ici encore, notre étude comparée nous a montré que les pétales à trois nervures étaient fréquents, mais qu'il existait aussi d'autres types à une nervure (*Melicytus*, *Hymenanthera*), ou à plusieurs nervures dès la base, souvent cinq (*Gloeospermum*) ou un grand nombre (*Corynostylis*) ; deux types différents pouvant même coexister dans la même fleur (*Hybanthus communis*). On pourrait ainsi établir les mêmes catégories que pour les sépales. Quant à l'interprétation de l'éperon comme un pétiole, elle doit, pour être généralisée, être légèrement modifiée. En effet, dans le genre *Viola* lui-même et dans une espèce (*V. alba*) assez voisine de *V. odorata*, nous avons vu que l'éperon inté-

resse non seulement la nervure médiane, mais aussi les deux nervures latérales représentant les stipules dans l'hypothèse de BUGNON. On retrouve cette disposition plus ou moins accentuée dans la plupart des pétales à grand éperon (*Corynostylis*, *Anchietea*, etc.). De même, chez les fleurs moins zygomorphes (*Hybanthus*, *Agatea*), qui ne possèdent qu'une gibbosité à la base du pétale antérieur, toutes les nervures parcourent cette gibbosité. La zone de croissance intercalaire, qui donne naissance à l'éperon du pétale antérieur, n'est donc pas localisée transversalement avec autant de précision que celle qui engendre le pétiole dans la feuille végétative normale, puisqu'elle peut s'étendre non seulement à la nervure médiane mais aussi aux nervures latérales et même à toute la largeur du pétale, déterminant ainsi la formation d'un onglet (*Isodendron*). On connaît d'ailleurs des cas où, dans la feuille végétative, on peut rencontrer une telle extension de la zone de croissance intercalaire aux régions stipulaires latérales; c'est le cas, par exemple, des feuilles de *Crataegus* décrites par BUGNON (1926). On peut donc admettre que l'éperon de certaines fleurs de Violacées est analogue, quant à son origine, au pétiole de la feuille végétative normale. Il ne semble pas, cependant, qu'il puisse lui être directement homologué, par suite des grandes variations présentées dans l'extension de la zone de croissance intercalaire qui lui donne naissance; ces variations s'opposent à la constance que l'on rencontre, au contraire, à l'origine du pétiole dans la feuille végétative.

Quant aux hypothèses qui, comme celles de GINGINS, de GERBAULT ou de BERGDOLT, considèrent que le pétale éperonné résulte de la soudure de plusieurs pièces (1 sépale, 2 pétales et 1 étamine), nous ne pouvons les accepter ici, car rien dans l'anatomie, ni dans la morphologie comparées, ne vient les appuyer. Comme nous l'avons vu, en effet, le pétale antérieur des fleurs actinomorphes est en tout point semblable aux autres, et l'on peut passer de là, par transitions très progressives, au pétale longuement éperonné des *Viola*, en rencontrant d'abord des pétales antérieurs plus grands (*Amphirrhox*), puis un peu gibbeux (*Hybanthus*) et enfin plus ou moins longuement éperonnés. Et dans toute cette série, la pentamérie des enveloppes florales et de l'androcée reste parfaitement constante, sans la moindre trace, dans les fleurs actinomorphes, de pièces supplémentaires susceptibles d'entrer dans la constitution du pétale antérieur de *Viola*. Il est donc impossible de préciser le point de cette évolution où le pétale antérieur cesserait d'avoir une valeur simple pour prendre une

valeur multiple. Il nous semble par conséquent évident que, dans toute la famille des Violacées, le pétale antérieur, éperonné ou non, représente une feuille simple. Remarquons d'ailleurs que BERGDOLT s'appuie essentiellement sur la tératologie des *Viola* et non sur la morphologie et l'anatomie comparées. Nous reverrons donc de plus près cette théorie avec l'étude de la tératologie, mais nous devons signaler ici son désaccord formel avec la structure florale des autres genres de la famille.

ÉTAMINES

La morphologie comparée des étamines chez les Violacées montre que, à travers une grande diversité de formes, on peut cependant reconnaître facilement une structure-type, commune à toute la famille et caractérisée essentiellement par la présence d'appendices de formes diverses. L'écaille de connectif est très constante, puisqu'elle manque seulement chez *Isodendrion*, *Paypayrola guianensis*, *Schweiggeria* et *Leonia*. Cette écaille surmonte le plus souvent les anthères, mais s'insère parfois sur leur dos (*Rinorea Johnstonii*, *R. Elliotii*). Dans aucun cas, nous n'y avons rencontré d'éléments vasculaires. Il est possible que cette écaille représente un limbe foliaire, comme on l'admet souvent (BERGDOLT) ; il faut noter cependant que, lorsqu'elle n'est pas exactement terminale mais dorsale, comme chez *R. Johnstonii*, le faisceau libéro-ligneux se poursuit dans l'anthère au-dessus de l'insertion de l'écaille sur le connectif. Il faut alors admettre, ce qui n'a d'ailleurs rien d'in vraisemblable, qu'il y a eu déplacement du faisceau vers l'anthère, qui est la région physiologiquement la plus importante de l'étamine. A côté de l'écaille de connectif, on rencontre, dans la plupart des étamines, des appendices dorsaux, généralement nectarifères, de formes et de tailles diverses. On peut suivre une évolution assez nette de ces appendices dans les différents genres. La structure la plus simple se rencontre, par exemple, chez *Rinorea guianensis*, où on trouve à la base de chaque étamine une glande charnue volumineuse. Chez les *Hymenanthera*, on trouve à la base de la face dorsale de l'anthère sessile une petite écaille dressée; elle est un peu plus grande et de structure analogue chez *Melicytus*. C'est aussi à ce type d'écaille dorsale que l'on doit, nous semble-t-il, rattacher les appendices nectarifères existant aux étamines antérieures des fleurs très zygomorphes (*Viola*,

Anchietea) et aux étamines latérales et antérieures de *Corynostylis arborea*. En effet, que ce soit une glande charnue, ou une écaille membraneuse, ou un appendice plus ou moins allongé, l'insertion se fait toujours sur le bas de la face dorsale de l'anthère. De plus, nous n'avons presque jamais rencontré de faisceaux libéro-ligneux dans ces appendices. Exceptionnellement, chez *Viola alba* et *Corynostylis arborea*, nous y avons rencontré quelques trachéides éparses et mal reliées au faisceau principal. Ces formations vasculaires indépendantes constituent une nouvelle démonstration du mode de différenciation vasculaire et prouvent que celle-ci n'est pas due à une simple ramification du système principal, mais trouve, au contraire, son origine dans plusieurs points de différenciation diversement situés. Ces différents types d'appendices dorsaux doivent donc tous être considérés comme des nectaires dérivant de la forme simple et bien caractérisée que l'on rencontre chez quelques *Rinorea*; il ne semble pas possible, sur les bases de l'anatomie comparée, de les homologuer à une partie quelconque de la feuille végétative. La morphologie et l'anatomie comparées ne nous permettent pas non plus d'homologuer, à la suite de BUGNON et comme on le fait souvent, l'épéron staminal à celui du pétale antérieur, car elles ne nous ont pas montré de formes intermédiaires entre les deux types qui semblent nettement différents, l'un étant plein et non ou peu vascularisé, l'autre creux et parcouru au moins par la nervure médiane. Cependant, l'étude que nous venons de faire n'apporte pas non plus d'arguments définitifs contre cette interprétation, et la question ne peut donc être résolue que par des observations d'un autre ordre.

Quant à l'homologie proposée par BUGNON entre les sacs polliniques et les lobes stipulaires, elle est essentiellement fondée sur des considérations tératologiques que nous n'avons pas à discuter ici.

Nous devons, de même, considérer comme des organes sans homologues, les appendices moins fréquents qui surmontent les anthères de quelques *Rinorea*. Ce sont de simples cornes ou des filaments plus ou moins longs; ils représentent seulement l'extrémité pointue et plus ou moins effilée des anthères.

PISTIL

Le cas du pistil est le point le plus délicat de cette interprétation de la fleur. On a vu plus haut combien étaient diverses les hypothèses émises sur sa valeur morphologique. Quel-

les conclusions pouvons-nous tirer, à notre tour, de cette étude d'anatomie comparée ?

Un premier fait semble ressortir de cette étude, c'est l'indépendance entre le système vasculaire placentaire et le reste du système vasculaire carpellaire. En effet, dans aucun cas, nous n'avons vu les nervures placentaires se mettre en rapport direct avec les autres nervures carpellaires dans la paroi ovarienne, contrairement à ce qu'a décrit VAN TIEGHEM. Quand les nervures médianes carpellaires sont ramifiées, comme c'est le cas général, les ramifications peuvent s'anastomoser d'un carpelle à l'autre en passant à l'extérieur des placentas, mais elles ne s'anastomosent jamais aux nervures placentaires ou à leurs ramifications. Parfois, cependant, les faisceaux placentaires et carpellaires se fusionnent au sommet de l'ovaire (fleurs cléistogames de *Viola*, *Paypayrola grandiflora*), et cela semble se produire chaque fois que des faisceaux placentaires très développés se prolongent dans une région où la place est limitée et où tous les faisceaux sont alors amenés à se fusionner. De plus l'insertion des faisceaux placentaires se fait toujours indépendamment des faisceaux carpellaires. Cette insertion peut se faire de différentes façons. Dans les fleurs les moins évoluées (la plupart des *Rinorea*, *Isodendrion*), les faisceaux placentaires restent isolés jusqu'à leur fusion avec le cylindre central pédonculaire. Il semble alors que les trois faisceaux placentaires s'individualisent au dessus des trois faisceaux carpellaires, comme un deuxième verticille trimère indépendant du premier verticille des carpelles. Dans d'autres cas (*Amphirrhox*, *Hybanthus*, *Viola*), les trois faisceaux placentaires se réunissent entre eux, sous l'ovaire, pour former un plexus sous-ovarien. Or, chaque fois que ce plexus sous-ovarien existe, on constate que seuls les faisceaux placentaires y prennent part, jamais les faisceaux carpellaires n'y pénètrent. De plus, nous avons pu observer, dans plusieurs cas, que ce plexus est sans connexion avec le reste de l'appareil vasculaire floral, les placentas forment alors un tout anatomiquement isolé. C'est ce que nous avons noté, en particulier, chez *Amphirrhox oblongifolia*. Quand il y a des connexions entre le plexus et les autres traces florales, elles peuvent être irrégulières (*Viola*) ou au contraire se trouver dans le prolongement des faisceaux placentaires (*Rinorea rubrotincta*). On peut, en somme, distinguer quatre types de connexion des faisceaux placentaires :

1° Comme les autres traces florales sans formation de

plexus (*Rinorea ilicifolia*, *R. Elliotii*, *R. brachypetala*, *Isodendrion*) ;

2° Plexus lié au système réceptaculaire par trois faisceaux directs prolongeant les placentaires (*Rinorea rubrotincta*) ;

3° Plexus lié indirectement par des petits faisceaux sans ordre (*Viola*, *Amphirrhox surinamensis*, *Paypayrola grandiflora*, *Anchietea*, *Corynostylis*) ;

4° Plexus sans liaison (*Amphirrhox oblongifolia*, *Hybanthus enneaspermus*).

Un autre caractère montrant l'indépendance des faisceaux carpellaires principaux et des faisceaux placentaires apparaît dans la différenciation de ces faisceaux. Pour certaines espèces, en effet, nous avons coupé des fleurs encore jeunes où la différenciation libéro-ligneuse était encore incomplète. Nous avons constaté alors (*Rinorea physiphora*, *Amphirrhox surinamensis*) que la partie supérieure des faisceaux carpellaires ou placentaires est différenciée avant la partie basilaire, ce qui nous autorise à conclure que la différenciation libéro-ligneuse des faisceaux du pistil est basipète, ou plus exactement à la fois basipète et basifuge comme le montrent particulièrement bien les faisceaux placentaires d'*Hymenanchera Banksii* différenciés seulement sur une longueur de quelques microns à la base de l'ovaire. Mais nous avons observé aussi que les faisceaux placentaires ne se différencient pas en même temps que les faisceaux carpellaires principaux et peuvent le faire, selon les cas, soit avant, soit après. Nous avons décrit de telles structures en particulier chez *Amphirrhox surinamensis* où les faisceaux placentaires sont très bien différenciés alors que les carpellaires se terminent à la base par du procambium, et inversement, chez *Melicytus macrophyllus* et *Gloeospermum sphaerocarpum*, nous avons observé des carpellaires bien différenciés alors que les placentaires étaient à l'état procambial. Enfin, nous avons vu qu'il pouvait exister des faisceaux carpellaires sans faisceaux placentaires, par exemple chez *Melicytus lanceolatus* où il y a cinq faisceaux carpellaires dont trois rudimentaires, mais seulement trois placentaires, et réciproquement des faisceaux placentaires normaux avec des carpellaires rudimentaires comme, par exemple, chez *Anchietea salutaris*.

De tous ces faits, nous nous autorisons à conclure que les faisceaux placentaires présentent une grande indépendance par rapport aux carpellaires; on pourrait donc considérer les placentas soit comme des éléments indépendants du reste du carpelle, soit comme des marges carpellaires où l'appareil vas-

culaire apparaîtrait comme une néoformation. Mais nous devons surtout reconnaître que l'anatomie comparée est impuissante à nous donner une réponse décisive à la délicate question de la valeur du placenta; nous devons, par suite, reprendre plus loin cette question, après l'avoir éclairée par d'autres considérations.

Après avoir vu ce que nous pouvions tirer de notre étude au sujet des placentas, examinons maintenant la question de l'ensemble des carpelles.

Dans l'appareil vasculaire principal des carpelles, nous pouvons distinguer une nervation très fréquente que l'on peut considérer comme fondamentale. C'est celle qui comporte dans chaque carpelle une nervure médiane et deux latérales parallèles aux placentas et reliées à la base à la nervure médiane. Il paraît certain que ces trois nervures forment une unité morphologique qui est propre au carpelle, et il y a, en règle générale, trois unités semblables dans le pistil. Ces trois unités appartiennent-elles à une seule et même feuille, comme le veut BUGNON? Cela pourrait paraître difficile à admettre pour les raisons suivantes :

Nous avons constaté tout d'abord que les trois carpelles peuvent être exactement semblables, même dans leur nervation styloïde. L'inégalité entre le carpelle antérieur et les carpelles postérieurs, qui a servi de base à la théorie de BUGNON, ne se rencontre pas partout. De plus, nous n'avons jamais constaté qu'il y ait entre le carpelle médian et l'un des postérieurs, des relations plus étroites qu'entre les deux postérieurs; il semble que cela devrait arriver, au moins dans quelques cas, si les deux carpelles postérieurs représentaient les stipules du carpelle antérieur. Enfin, dans quelques fleurs de *Viola*, le nombre des carpelles peut être différent de trois. Il est par exemple de quatre ou cinq chez *Leonia*, de deux chez *Hymenanchera*. Si les carpelles étaient formés par les lobes médians et stipulaires d'une unique feuille carpellaire, ils devraient toujours, semble-t-il, être au nombre de trois. Or, dans un même genre et une même espèce, le nombre des carpelles peut être trois, quatre ou cinq; c'est ce que l'on sait pour les genres *Leonia* et *Melicytus* en particulier; nous avons même observé, chez *Melicytus lanceolatus*, une structure intermédiaire montrant trois carpelles assez bien développés et deux autres rudimentaires. Ces variations dans une même espèce s'explique facilement si les carpelles sont des unités indépendantes; sont-elles explicables par la théorie de BUGNON?

On pourrait objecter que la famille des Rubiacées et en particulier les *Asperula* et *Galium* nous montre des variations analogues dans le nombre des pièces semblables qui constituent les verticilles foliaires. On s'accorde, cependant, pour considérer qu'il n'y a là que deux feuilles opposées et que les autres pièces proviennent de la ramification ou de la soudure de lobes stipulaires égaux aux lobes médians.

Mais, si la morphologie et l'anatomie comparées ne nous permettent pas de réfuter complètement la théorie de BUGNON, elles ne lui apportent non plus aucune confirmation; il nous semble donc plus logique d'admettre provisoirement l'hypothèse classique qui fait appel à des structures moins exceptionnelles et qui ne conduit pas à admettre une différence de nature entre le pistil trimère des *Viola* et celui de genres assez voisins, comme les *Drosera*, par exemple, où l'on s'accorde à voir trois carpelles distincts (BUGNON, 1926).

Nous concluons donc que *le pistil des Violacées est formé le plus souvent de trois carpelles indépendants, plus rarement de deux, quatre ou cinq.*

Si maintenant nous cherchons à homologuer les différentes parties de chaque carpelle avec celles d'une feuille végétative, nous nous heurterons à quelques difficultés.

Il est certain que le type fondamental de nervation de chaque carpelle est, comme nous l'avons vu, le type trinervié. Or, nous avons rencontré une nervation tout à fait analogue dans beaucoup de sépales et de pétales, et c'est, en particulier, ce caractère qui a permis à BUGNON de considérer ces pièces comme formées à la fois par le lobe médian et les lobes stipulaires d'une feuille. On pourrait penser à étendre cette conclusion à chaque carpelle et admettre que la nervure médiane correspond au lobe médian de la feuille, les nervures latérales parallèles aux placentas correspondant aux lobes stipulaires. Remarquons toutefois que, dans certains carpelles (*Rinorea*, *Gloeospermum*, *Hymenanthera*, *Anchietea*, etc.) on ne trouve qu'une seule nervure médiane: les stipules supposées manqueraient alors de leur caractère fondamental. Au contraire, dans la région ovarienne des carpelles postérieurs de *Viola tricolor*, il n'existe que les deux nervures latérales sans nervure médiane, ce qui équivaldrait, quant au système vasculaire, à deux stipules sans lobe médian. De plus, il arrive (*Isodendrion*) que les nervures latérales se séparent de la nervure médiane assez haut au-dessus de l'insertion du carpelle, la base du carpelle étant uninerviée, ce qui ne rappelle pas les rapports habituels d'une feuille avec ses stipules. Mais nous

verrons, en discutant ci-après la valeur morphologique du style d'après sa nervation, que l'absence d'une nervure, dans une région foliaire où elle existe d'habitude, n'autorise pas à conclure à l'absence de cette région foliaire.

Il apparaît en tout cas difficile d'établir, en n'utilisant que les données de la morphologie et de l'anatomie comparées, des homologues aussi précises entre la feuille végétative et un organe aussi profondément modifié par ses adaptations fonctionnelles que le carpelle; il n'existe pas, normalement, de formes de transition entre ces deux types si éloignés qui permettraient une comparaison précise.

Il nous reste enfin à étudier, du point de vue des homologues, la question du style et du stigmate. On admet généralement que ces organes sont constitués par l'extrémité des feuilles carpellaires. Dans le cas particulier des *Viola*, nous avons vu que plusieurs auteurs déjà (KRAEMER, BUGNON, SAUNDERS) avaient remarqué que seul le carpelle antérieur prolongeait sa nervure médiane dans le style et le stigmate; ils en avaient conclu que le style était une dépendance de ce seul carpelle antérieur. Nos observations nous ont montré que cette conclusion peut être soutenue pour quelques genres, mais non pour tous, car, chez la plupart des *Rinorea* ainsi que chez les *Gloeospermum*, *Melicytus*, *Hymenantha* et *Paypayrola*, les trois nervures médianes carpellaires pénètrent dans le style. Il est indubitable que, dans ces derniers cas, le style est constitué par les extrémités des trois carpelles. Comment alors interpréter les styles à un seul faisceau tels que ceux des *Viola*? Deux interprétations sont possibles. Ou bien, les deux carpelles postérieurs disparaissent tout à fait dans le style qui est tout entier formé par le carpelle antérieur. Ou bien, le style est encore constitué par les trois carpelles, mais la nervure des deux postérieurs ne va pas jusqu'à leur extrémité. Autrement dit, dans le style, les deux carpelles postérieurs seraient représentés uniquement par du parenchyme. La première hypothèse nous conduit à donner une valeur morphologique différente à un même organe dans des espèces voisines. C'est ainsi qu'il faudrait admettre que chez *Rinorea physiphora*, le style est formé par trois carpelles, alors que chez *R. brachypetala*, il est formé seulement par le carpelle antérieur; malgré cette différence de valeur morphologique, la forme et la fonction seraient les mêmes. Cette conséquence ne suffirait pas à nous faire rejeter cette première hypothèse, car on connaît de nombreux exemples d'organes ayant des formes analogues et des valeurs morphologiques différentes

(tubercules-tiges et tubercules-racines, cladodes, fruits du mûrier et de la ronce, etc.). Cependant, il nous semble excessif de reconnaître un carpelle seulement par sa nervure principale; un carpelle est, en effet, constitué par du parenchyme au sein duquel se trouve un appareil vasculaire plus ou moins développé. On s'accorde à attribuer au carpelle le parenchyme situé de chaque côté du faisceau, mais dans une région où la nervure principale ne se prolonge pas, on ne peut pas affirmer, pour cette seule raison, que cette région n'appartient pas au carpelle. Nous trouvons dans la famille des Violacées plusieurs illustrations de ce fait. Dans les fleurs d'*Anchietea salutaris* ou d'*Hybanthus enneaspermus*, nous avons vu que les deux carpelles postérieurs ont des nervures médianes très courtes, leur extrémité supérieure se trouvant au niveau de la base de la cavité ovarienne. En limitant le carpelle à l'extrémité de sa nervure médiane, on devrait admettre que les carpelles postérieurs se terminent à la base de l'ovaire; mais quel nom donner alors aux deux parois parenchymateuses qui relient le placenta postérieur aux deux placentas antérieurs et qui ne contiennent aucun appareil vasculaire? Ces deux parois sont, par ailleurs, en tout point semblables à la paroi antérieure qui, elle, aurait valeur de carpelle normal avec sa nervure bien développée. Il est bien évident pour nous que, dans l'ovaire d'*Anchietea salutaris* ou d'*Hybanthus enneaspermus*, il y a trois vrais carpelles, comme dans tout le reste de la famille, avec cette différence que les deux postérieurs ont un appareil vasculaire moins développé. Nous trouvons encore une autre confirmation de ce point de vue à l'intérieur du genre *Viola* lui-même. Dans les fleurs cléistogames de *Viola elatior* les nervures placentaires pénètrent dans le style en même temps que la nervure carpellaire antérieure. (On rencontre quelque chose d'analogue chez *Corynostylis arborea* où le cordon placentaire postérieur pénètre dans la base du style.) Quelle que soit l'interprétation donnée aux placentas, il est impossible d'admettre que les régions parenchymateuses du style, comprises entre le faisceau placentaire postérieur et les deux antérieurs, soient alors autre chose que des carpelles, même si elles ne comprennent pas de nervure médiane. Nous sommes donc conduit à interpréter de la même façon le style uninervié des *Viola* et genres voisins et le style trinervié des *Rinorea* et autres; nous concluons donc que dans toute la famille des Violacées, le style est formé morphologiquement par l'extrémité des trois carpelles, quelles que soient les variations présentées dans l'appareil vasculaire de ces trois car-

nelles. Il est, bien entendu, le plus souvent impossible de préciser la limite exacte de chacun des trois carpelles dans le style, et cela d'autant plus que l'antérieur prend une place plus importante; nous avons vu, avec l'exemple de la fleur de *Schweiggeria*, combien il faut être prudent dans l'interprétation de certains détails de structure morphologique.

II. — L'évolution de la zygomorphie florale

Au début de cette étude d'anatomie comparée, nous nous étions posé une autre question que celle des homologues des pièces florales; c'était celle de l'évolution de la zygomorphie à l'intérieur de cette famille. Or, nos observations d'anatomie ont mis en évidence quelques faits remarquables et inattendus à ce sujet. L'étude des *Rinorea*, surtout, a montré que *les premières traces de zygomorphie florale apparaissent dans l'anatomie du stigmate puis du style*. Il suffit de se reporter à nos descriptions de *Rinorea brachypetala*, *R. ilicifolia*, *R. Elliotii* pour trouver des illustrations de ce fait. Or cela est en double contradiction avec ce que l'on admet généralement dans l'évolution de la fleur. En effet, la plupart des traités généraux de botanique enseignent que la fleur zygomorphe est plus évoluée que la fleur actinomorphe et que, dans cette évolution, le pistil est la partie de la fleur qui est le moins touchée par cette zygomorphie. On admet, en outre, que l'appareil vasculaire est le plus « conservateur » de tous; c'est pourquoi, d'ailleurs, on se base surtout sur lui pour l'interprétation de la valeur morphologique des différents organes. Or, ici, nous voyons deux faits s'opposant à ces opinions couramment admises. Si nous admettons, comme on le fait généralement, que la fleur régulière des *Rinorea* est plus primitive que celle, zygomorphe, des *Viola*, nous constatons en premier lieu que la zygomorphie apparaît dans l'anatomie avant d'apparaître dans la morphologie. Les fleurs de *Rinorea ilicifolia* et *R. brachypetala*, par exemple, sont décrites par les systématiciens comme parfaitement régulières. Elles le sont, en effet, si l'on considère seulement leur morphologie; mais, nous l'avons vu, l'anatomie du style et du stigmate laisse apparaître un plan de symétrie bilatérale très net. L'appareil vasculaire est donc ici le seul touché par la zygomorphie. Dans les figures 20 à 29, Pl. VI, nous avons figuré schématiquement les principaux types de nervation du gynécée en supposant le pistil déroulé sur un plan. Ces schémas mettent en évidence l'évo-

lution de l'anatomie stylaire principalement dans les fleurs actinomorphes.

En second lieu, l'étude des *Rinorea* nous a montré que la zygomorphie apparaît dans le pistil avant d'apparaître dans les autres verticilles floraux, ce qui est encore en contradiction avec les idées couramment admises. La fleur d'un *Rinorea Elliotii*, parfaitement régulière dans ses trois cycles externes a un pistil zygomorphe, celle de *R. rubrotincta*, zygomorphe déjà par son androcée, l'est aussi par son pistil. L'étude des autres genres n'a fait que confirmer ce que les *Rinorea* nous indiquaient. Chaque fois qu'une fleur de Violacée présente une zygomorphie morphologique, si faible soit-elle, le style est très nettement zygomorphe (*Amphirrhox*, *Hybanthus*) ; mais, réciproquement, quand le style est anatomiquement zygomorphe, les autres cycles floraux peuvent être encore réguliers (*R. Johnstonii*, *R. ilicifolia*, *R. brachypetala*) (1).

Si, pour éviter ces contradictions, nous admettons que l'appareil vasculaire et le pistil sont les éléments conservateurs des caractères ancestraux dans l'évolution de la fleur, nous serons conduits à admettre que les fleurs zygomorphes sont les plus primitives, et ce serait d'elles que dériveraient les fleurs régulières des *Rinorea*. Le style zygomorphe d'un *Rinorea brachypetala* représenterait alors un caractère ancestral dérivant du type des *Viola* entièrement zygomorphe. Mais cette évolution de la zygomorphie vers l'actinomorphie serait à son tour en contradiction avec les idées couramment admises.

Que conclure de ces observations ? Il n'existe aucune hypothèse susceptible de concilier les faits que nous avons décrits avec les opinions courantes sur l'évolution de la fleur. Nous sommes donc amenés à conclure que les règles habituelles de l'évolution florale ne s'appliquent pas à la famille des Violacées. *Dans cette famille, c'est le pistil et, dans le pistil, l'anatomie de l'appareil vasculaire qui sont le plus fortement, et les premiers, atteints par l'évolution de l'actinomorphie à la zygomorphie.*

De ces faits, nous avons tiré une hypothèse qui nous a guidé dans la suite de nos recherches. Puisque le pistil, et plus spécialement le style et le stigmate, sont les premiers touchés

(1) Nous avons cependant rencontré une exception à cette règle dans le cas des *Paypayrola*, où le style est à peine zygomorphe, tandis que la corolle a un pétale antérieur un peu différent des autres. Une autre anomalie à cette règle est le cas de *Rinorea guianensis*, où ce n'est pas le style mais les ovules qui, par leur position, déterminent un plan de symétrie antéro-postérieur dans une fleur extérieurement actinomorphe.

par l'évolution de la fleur, ne pourrions-nous admettre que ce sont ces organes qui dirigent cette évolution ? En d'autres termes, on pourrait supposer que le style et le stigmate sont les organes qui commandent l'apparition de la zygomorphie florale. Aux premiers temps de l'évolution, cette action « zygomorphogénétique » du style ne toucherait que celui-ci, puis, devenant plus intense, elle intéresserait peu à peu l'androcée (*Rinorea rubrotincta*), puis la corolle (*Hybanthus*, *Viola* et autres); elle s'irradierait en quelque sorte à partir du style. Mais, si le style et le stigmate jouent un rôle aussi capital dans l'évolution de la fleur à l'intérieur de la famille, il est vraisemblable qu'ils doivent, de même, jouer un rôle essentiel dans l'évolution d'une fleur donnée, c'est-à-dire dans son développement. Si le style et le stigmate constituent un centre commandant l'évolution, ils doivent être aussi un centre dirigeant l'ontogénèse de la fleur. Autrement dit, ils constitueraient un « centre organisateur » de la morphologie florale, quelque chose de grossièrement analogue au centre organisateur constitué par la lèvre blastoporale dans l'œuf de la grenouille. C'est cette hypothèse qui a guidé en partie la suite de nos recherches. Nous verrons plus loin comment nous avons été amenés à la modifier quelque peu.

III. — *Systématique de la famille des Violacées*

Nous avons adopté, dans toute notre étude, la classification de MELCHIOR qui, nous l'avons vu, est basée essentiellement sur la zygomorphie plus ou moins marquée de la fleur. Mais cette classification s'appuie uniquement sur la zygomorphie morphologique; or, nous venons de voir que celle-ci n'apparaît que secondairement et que, avant elle, il existe une zygomorphie anatomique. L'ensemble de ces considérations nous amène à revoir maintenant la classification de MELCHIOR, à la lumière de nos observations anatomiques, pour essayer de ranger les différents genres dans leur véritable ordre évolutif.

Nous ne prétendons pas, bien entendu, à établir une classification complète et définitive de la famille; nous n'avons pas étudié, en effet, un nombre suffisant d'espèces et la structure détaillée de l'appareil végétatif nous est le plus souvent inconnue. Nous voulons simplement proposer les quelques modifications que nous pensons devoir apporter à la classification de MELCHIOR d'après les résultats de nos observations anatomiques.

Nous considérons la fleur régulière et isomère comme la plus primitive et nous plaçons donc à la base de la famille le genre *Leonia* qui relie, par son pistil, les Violacées aux pariétales pentacarpellées. Le genre se reliant le plus étroitement aux *Leonia* est le genre *Melicytus* puisque, là encore, le pistil a un nombre variable de carpelles (3 à 5) et que nous avons pu observer nous-mêmes des carpelles rudimentaires s'ajoutant aux trois normaux. Le genre *Hymenanthera* doit être considéré comme assez primitif, mais placé sur un phylum aberrant à cause de sa structure entièrement cyclique, de son pistil bicarpellé, de son androcée à structure si spéciale, des soudures importantes des pièces florales et de la simplicité de son anatomie. Les *Gloeospermum*, à fleurs entièrement régulières et où le gynécée trimère est définitivement constitué, peuvent être rattachés assez étroitement aux *Melicytus*. L'ensemble de ces genres constitue le groupe des Violacées à fleurs parfaitement actinomorphes. Le grand genre *Rinorea*, que MELCHIOR place tout à fait à la base de la famille, doit au contraire être considéré déjà comme un genre de transition vers les types zygomorphes; en effet, certaines espèces telles que *Rinorea physiphora* ou *R. guianensis* se relient aux *Melicytus* ou *Gloeospermum* par leur régularité parfaite, alors que d'autres ont déjà une zygomorphie bien marquée (*Rinorea Elliotii* et *R. brachypetala*). Nous n'avons étudié qu'un nombre trop restreint d'espèces appartenant à ce genre pour en tenter une classification détaillée; celle-ci serait cependant particulièrement intéressante, puisque c'est là le genre-clé de la famille, où se produit le plus clair de son évolution. C'est à partir de lui que dérivent tous les autres genres de Violacées. Nous considérons tout d'abord que les *Paypayrola* doivent constituer un phylum spécial, dérivant des *Rinorea* primitifs par une évolution particulière atteignant très rapidement la corolle quand le gynécée est encore presque régulier. Les *Amphirrhox*, au contraire, doivent dériver des *Rinorea* les plus évolués, puisque leur style présente déjà une symétrie bilatérale nette, due à l'inégalité de longueur des faisceaux; il semble donc que la tribu des *Paypayrolinae* de MELCHIOR, qui groupe ces deux genres, ne doit pas être conservée. Le genre *Isodendrion*, que MELCHIOR considère comme actinomorphe, est en réalité déjà zygomorphe et se relie assez étroitement de ce point de vue aux *Rinorea* les plus évolués. L'ensemble de ces genres *Rinorea*, *Amphirrhox*, *Paypayrola* et *Isodendrion* constitue ainsi le groupe de transition dans lequel la zygomorphie apparaît dans la fleur. Les genres *Hybanthus* et *Agatea*,

CHAPITRE II

Organogénèse de la fleur

§ 1. — Matériel et technique

Pour l'étude du développement de la fleur des Violacées, nous ne pouvions employer que des espèces indigènes du genre *Viola*, les seules susceptibles de fournir en abondance le matériel frais indispensable à ce genre de recherches. Il était nécessaire, d'autre part, d'étudier une espèce ne possédant qu'un seul type floral, c'est-à-dire sans fleur cléistogame, de façon à être assuré que les aspects observés correspondaient bien à une seule succession de stades évolutifs. Nous avons donc choisi, comme matériel d'étude, une des nombreuses variétés de la Pensée sauvage: *Viola tricolor* L. var. *segetalis* Jord., abondante dans nos moissons où elle fleurit tout l'été, et qui pouvait, par conséquent, nous procurer facilement des échantillons nombreux. Dans cette variété, toutes les feuilles, à partir de la quatrième ou de la cinquième, sur la tige principale ou sur les rameaux, portent à leur aisselle une fleur. Sur une même tige, on peut donc observer plusieurs stades successifs de l'évolution florale.

Pour être aussi complète que possible, l'étude du développement floral devait être faite, non seulement du point de vue de la morphologie externe, comme l'avait fait PAYER, mais aussi et surtout, du point de vue de la structure histologique du jeune bouton floral, comme GRÉGOIRE, par exemple, l'a fait pour quelques fleurs. Nous avons donc eu recours, ici encore, à l'emploi de coupes en série au microtome. Pour les stades assez développés, à partir du moment où le bouton atteint environ 2 mm. de long, nous avons opéré sur des fleurs isolées, prélevées par dissection sous le binoculaire dans un bourgeon terminal de la tige. Mais pour les stades plus jeunes, il est impossible d'isoler un bouton sans risquer de l'abimer

plus ou moins gravement; il est donc nécessaire de couper au microtome l'ensemble du bourgeon terminal avec ses feuilles et ses boutons. Ce mode opératoire permet d'observer les phases les plus précoces du développement et les rapports histologiques du primordium floral avec sa feuille axillante, mais il offre le grave inconvénient de rendre impossible une orientation très précise du plan de la coupe; les jeunes boutons sont, en effet, disposés obliquement et suivant des directions différentes par rapport à la tige; en outre, ils sont masqués par les jeunes feuilles qui forment le bourgeon, ce qui rend impossible l'observation du plan le plus favorable au moment de l'inclusion. Pour éliminer autant que possible cet inconvénient, il est donc indispensable de faire un grand nombre de séries de coupes. En multipliant ainsi les coupes, on augmente les chances de couper un bouton dans un plan convenable et, en même temps, celles de rencontrer des stades plus rapprochés les uns des autres. D'ailleurs, même quand les coupes sont un peu obliques, il est possible de les utiliser, à condition de tenir compte de cette obliquité dans l'interprétation des aspects présentés.

Pour être complète, l'étude du développement devait être faite à la fois sur des coupes transversales et sur des coupes longitudinales. Les coupes transversales, plus faciles à lire, permettent de mieux reconstituer les formes extérieures; les coupes longitudinales sont indispensables pour étudier l'histologie, en particulier la position et la forme des méristèmes et la différenciation des cordons procambiaux.

Que ce soit pour l'étude de boutons isolés, ou pour celle des bourgeons terminaux, nous avons toujours employé la technique suivante: la plante entière, recueillie à l'état sauvage, est disséquée peu de temps après sa récolte sous le binoculaire; les plus gros boutons floraux sont séparés et les extrémités des jeunes feuilles terminales du bourgeon les plus développées sont sectionnées. En général, nous conservons dans le bourgeon les trois derniers boutons floraux, entourés de leurs feuilles axillantes entières ou sectionnées. Bourgeons et boutons sont alors immédiatement immergés dans le fixateur de BOUIN pendant trois jours. Ce fixateur nous a donné de meilleurs résultats, pour l'étude histologique et cytologique, que le fixateur à l'acide chromique employé en anatomie. Les échantillons sont ensuite inclus à la paraffine suivant la technique précédemment décrite. Pour les boutons isolés, les coupes longitudinales sont orientées suivant le plan antéro-postérieur; celui-ci est déterminé, dans les jeunes boutons, par

un fragment du pétiole de la feuille axillante conservé à la base du pédoncule floral et, dans les boutons plus âgés, par l'éperon. Dans les bourgeons, le plan longitudinal est quelconque.

Comme l'étude histo-cytologique est importante ici, nous avons adopté, au moins pour les stades les plus jeunes, une épaisseur de coupe de 5 μ , les stades plus âgés sont coupés à 10 μ , pour ne pas accroître exagérément le nombre des coupes dans des objets assez gros; en outre, les oursins d'oxalate de calcium apparaissent de bonne heure dans les boutons floraux et leur présence provoque des rayures sur les rubans de paraffine; ces rayures sont peu gênantes sur un ruban de 10 μ , mais elles peuvent amener la déchirure d'un ruban de 5 μ . Ces coupes sont colorées à la Safranine et au Vert Lumière suivant la technique employée dans nos recherches anatomiques.

§ 2. — Développement de la fleur de « *Viola tricolor* »

Premier stade: Primordium floral indifférencié

Le plus jeune stade que nous ayons observé en coupe longitudinale (Pl. VIII, fig. 2), est un primordium floral (*fl*) situé à l'aisselle d'une ébauche de feuille (*F*) de 170 μ de long. Il a un diamètre de 120 μ et une hauteur de 55 μ ; son sommet est convexe, presque hémisphérique. Une coupe transversale (Pl. VIII, fig. 1), dans un primordium sensiblement de même âge, montre que sa section est régulièrement circulaire; sur cette coupe transversale, l'aspect du primordium floral est fort semblable à celui du sommet végétatif de l'axe, la seule différence en est le diamètre un peu plus faible de celui-ci; mais le sommet de l'axe et le primordium floral sont constitués tous deux par un méristème homogène. Sur la coupe longitudinale, on peut observer que tout le primordium floral est formé par une calotte méristématique (*cal. mér.*) d'épaisseur constante et constituée par trois à quatre couches de cellules; cette calotte se relie latéralement au méristème terminal de la tige. Sous cette région méristématique, on trouve des cellules plus grosses, avec un noyau proportionnellement plus petit; ces cellules sont disposées en files longitudinales parallèles aboutissant aux cellules basales du primordium floral; le tissu ainsi constitué se continue jusqu'à la

trace procambiale de la feuille (*prc. F*) (1). Au sein de ce tissu, on peut voir un cordon procambial (*prc. fl.*) qui commence à se différencier; ses cellules sont un peu plus petites que les voisines; le noyau y est un peu plus gros et plus fortement coloré, surtout ses nucléoles, mais il n'a pas encore la forme en fuseau caractéristique du procambium. Ce « prodesmogène » est relié à la base au procambium de la trace foliaire; au sommet il atteint la calotte méristématique. Sur la coupe transversale, nous n'avons pas pu distinguer un tel début de formation du procambium.

Deuxième stade: Différenciation des bractéoles.

C'est seulement sur une coupe transversale que nous avons pu observer la première apparition des bractéoles, sous forme de deux bourrelets latéraux, intéressant chacun le quart environ de la circonférence du primordium floral; ces deux bourrelets sont méristématiques, provenant directement du méristème terminal. Un stade un peu plus âgé a pu être observé en coupe transversale (Pl. VIII, fig. 3) et en coupe longitudinale (Pl. VIII, fig. 4). Chaque bractéole (*br*) a environ 100μ de long et commence à se courber au-dessus du sommet floral. La hauteur totale de l'ébauche florale ne s'est pas sensiblement accrue et reste de l'ordre de 55 à 60μ . Cependant, dès ce stade pourtant très jeune encore, tout le tissu constitutif bractéolaire a perdu son caractère méristématique; on ne trouve entre les deux épidermes que deux ou trois couches de grandes cellules arrondies, à petits noyaux, et laissant entre elles des méats assez vastes. Il n'y a aucune trace de tissu procambial, ni dans la bractéole, ni dans le tissu pédonculaire sous-jacent. Nous verrons, d'ailleurs, que les bractéoles adultes de cette espèce n'ont pas de nervure. L'absence de procambium dans la bractéole prouve seulement que c'est là un caractère primitif, et non une régression secondaire. L'observation de ces deux stades très voisins, entre lesquels la croissance de l'ébauche florale a été presque nulle, montre que la différenciation des bractéoles est extrêmement rapide et très précoce. La structure histologique de ces organes prouve d'ailleurs que leur croissance doit avoir lieu presque uniquement par augmentation de la taille des cellules, entraînant une très

(1) Sur la figure 2, la coupe ne passe pas exactement dans le plan de la trace procambiale de la feuille qui est visible sur les coupes voisines.

rapide parenchymatisation du tissu constitutif; les divisions cellulaires y doivent être peu nombreuses. Le méristème bractéolaire est donc très peu actif et n'a qu'une existence transitoire et fugace.

Troisième stade: Primordiums des trois sépales externes

Les mêmes primordiums floraux qui nous ont montré les bractéoles déjà assez grandes, présentent, à leur sommet, les premières ébauches des pièces florales. En coupe transversale, on peut voir que le sommet du réceptacle présente, à ce stade, trois dépressions linéaires, dessinant à sa surface un triangle équilatéral (Pl. VIII, fig. 3), dont un sommet est tourné vers la feuille axillante. Ces trois sillons délimitent ainsi trois lobes externes qui sont les premières ébauches du sépale postérieur (*sp*) et des deux sépales antérieurs (*sa*, *sa'*). Au centre du triangle, la surface réceptaculaire est faiblement et régulièrement convexe. La coupe longitudinale correspondante passe par l'ébauche du sépale postérieur qui se présente sous la forme d'une légère saillie de l'un des bords du plateau réceptaculaire. Si l'ébauche florale tout entière ne s'est pas sensiblement accrue en hauteur, la croissance transversale, par contre, est appréciable, puisque le diamètre atteint 150μ . La structure histologique est à peu près la même que dans le premier stade; la calotte méristématique, devenue presque plane, mérite plutôt le nom de plateau méristématique; celui-ci est formé de trois ou quatre couches de cellules et occupe la presque totalité de la hauteur libre de l'ébauche florale. Dans la saillie du sépale, on peut observer des recloisonnements péricleins sous-épidermiques un peu plus nombreux que dans le reste du méristème.

Quatrième stade: Primordiums des deux sépales internes et des pétales

Les ébauches des deux sépales latéraux et des pétales apparaissent très rapidement après celles des grands sépales externes, puisque nous les avons observées, en coupe transversale seulement, sur un bouton dont les dimensions étaient à peine supérieures à celles du troisième stade, soit un diamètre de 190μ , la longueur totale restant de 60μ environ. Contrairement à ce que décrit et figure PAYER, nous n'avons jamais pu

voir de bouton dans lequel les cinq sépales seraient différenciés sans qu'il y ait d'ébauches de pétales. Nous estimons donc que l'apparition des sépales internes est contemporaine de celle des pétales, ou que le temps qui sépare la formation de ces ébauches est extrêmement court. De même, nous n'avons jamais vu le pétale antérieur différencié avant les autres, l'apparition des pétales est donc simultanée, comme PAYER l'a noté pour *V. altaica*, et non successive, comme il le décrit chez *V. odorata*. Les trois sépales externes se sont un peu allongés et élargis en se rabattant sur le sommet de l'ébauche florale, mais ils conservent leur structure méristématique. Les primordiums des deux sépales internes se constituent comme ceux des sépales externes par la formation de sillons qui délimitent extérieurement deux lobes peu élevés, mais assez larges. Les ébauches des pétales, au contraire, sont de petits mamelons dressés, n'ayant que quelques cellules en largeur. Toutes ces pièces florales sont encore entièrement méristématiques, de même que le centre du réceptacle qui est à ce moment à peu près plan.

Cinquième stade: Primordiums des étamines

Au stade suivant, toutes les pièces florales externes sont représentées par des mamelons plus ou moins développés. La longueur totale de l'ébauche florale, de l'aisselle de la feuille au sommet des grands sépales, atteint 300 μ . Cette croissance en longueur est due, en partie à la formation des primordiums des pièces florales, mais surtout au début de la croissance intercalaire qui apparaît en-dessous des bractéoles. La croissance en diamètre s'est localisée presque uniquement au sommet. Le diamètre du pédoncule est de 150 μ , celui du bouton floral proprement dit de 280 μ . Deux coupes transversales à des niveaux voisins (Pl. VIII, fig. 5 et 6), montrent les cinq ébauches sépalaires bien individualisées; elles ont perdu presque entièrement leur structure méristématique et présentent chacune un cordon procambial au centre. En face de chacun des sépales, les cinq primordiums staminaux sont déjà assez développés (50 μ de hauteur sur 120 de largeur), mais entièrement méristématiques avec de très gros noyaux dans les cellules; entre chacune de ces ébauches staminales, les primordiums pétalaires sont beaucoup plus petits (15 à 20 μ de hauteur sur 60 de largeur), et sont eux aussi entièrement méristématiques. Les primordiums staminaux et pétalaires forment à la base

un anneau continu; au centre de cet anneau, le réceptacle ne présente pas encore d'ébauche du gynécée, mais il a perdu sa forme presque plane pour devenir très nettement concave (fig. 5).

La coupe longitudinale médiane (pl. VIII, fig. 7) montre deux des sépales externes (*s*) infléchis au sommet vers le centre de la fleur. Les ébauches staminales (*e*) y sont bien visibles; au contraire, les ébauches pétalaires (*p*) ne forment que des mamelons obliques très peu développés. Au centre, on peut observer que le sommet du réceptacle est devenu nettement concave. Les mamelons staminiaux et pétalaires, ainsi que le sommet du réceptacle, sont constitués par un méristème analogue au plateau méristématique primitif, mais qui se termine maintenant au bord interne des sépales, ceux-ci devenant parenchymateux.

A ce stade du développement floral, le procambium a pris un développement suffisant, dans le pédoncule et dans les sépales, pour qu'il soit possible de l'y reconnaître, même en coupe transversale. Il n'existe pas dans les autres pièces florales encore entièrement méristématiques. Dans le pédoncule, ses cellules sont maintenant allongées avec des noyaux nettement fusiformes. En coupe transversale, la base du pédoncule montre deux arcs procambiaux symétriques et situés en face des bractéoles; un peu plus haut, chacun de ces deux arcs se divise en deux cordons; on a ainsi, sur presque toute la longueur du pédoncule, quatre faisceaux procambiaux symétriques. Au niveau de la base des sépales, ces quatre faisceaux s'écartent les uns des autres et se rendent directement dans les trois grands sépales et dans l'un des petits; l'autre petit sépale est parcouru aussi par une trace procambiale, mais elle se termine librement vers le bas dans le parenchyme situé entre deux cordons pédonculaires. Dans la série des coupes longitudinales, nous avons pu voir de même un cordon procambial pédonculaire se prolonger directement dans l'un des sépales, mais il ne nous a pas été possible d'y observer la libre terminaison d'une trace sépalaire, analogue à celle que nous avons observée en coupe transversale.

Ces relations du procambium pédonculaire avec le procambium sépalaire peuvent sans doute s'expliquer ainsi: le plateau méristématique terminal, qui existe dès l'apparition du primordium floral, se recloisonne en donnant, vers le bas, des cellules d'abord toutes semblables; bientôt, en certaines régions, les cellules issues du méristème restent elles-mêmes

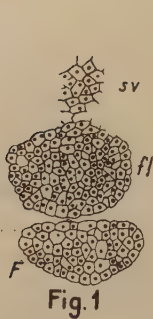


Fig. 1

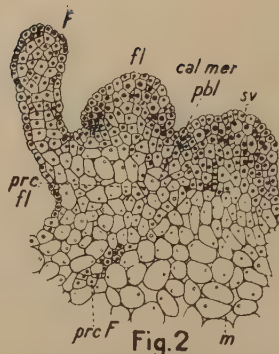


Fig. 2

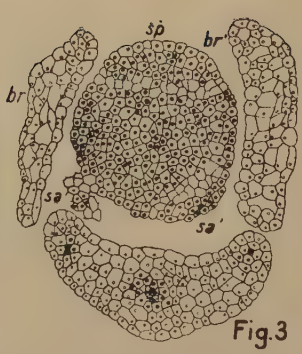


Fig. 3

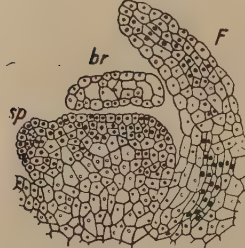


Fig. 4

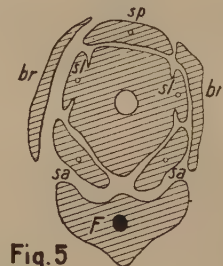


Fig. 5

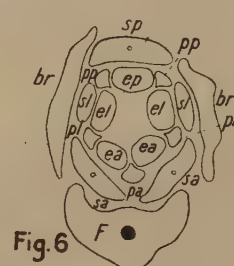


Fig. 6



Fig. 7

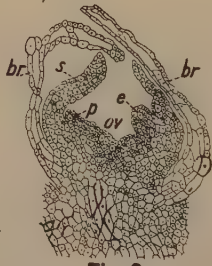


Fig. 8

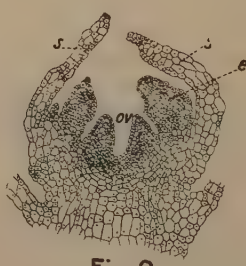


Fig. 9



Fig. 10

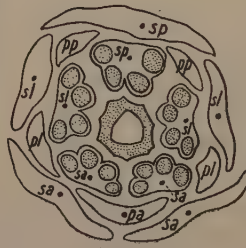


Fig. 11

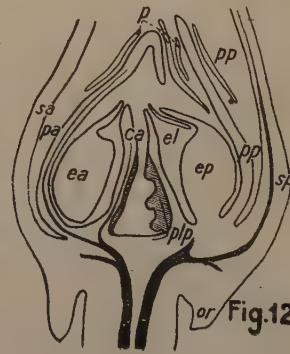


Fig. 12

PLANCHE VIII

(Fig. 1 à 4: x143; Fig. 5, 6: x56; Fig. 7 à 10: x63; Fig. 11, 12: x23).
Légende dans le texte.

méristématiques et constituent les cordons procambiaux, qui sont reliés dès l'origine, par conséquent, au méristème terminal. Ces cordons, nous les appellerons « traînées procambiales » pour rappeler leur mode de formation en contact direct avec le méristème terminal qui se soulève peu à peu du fait de son fonctionnement. Le méristème terminal se développerait donc en laissant derrière lui les quatre traînées procambiales pédonculaires. Au moment où commence la différenciation morphologique des pièces florales, le méristème terminal, au lieu de se recloisonner partout de la même façon, fonctionne plus activement dans certaines régions; celles-ci deviennent alors les primordiums des pièces florales et, entre elles, les cellules ralentissent leurs divisions. Au niveau de chacun des primordiums sépalaires, le méristème très actif laisse derrière lui une traînée procambiale qui sera la trace alimentant cette pièce. Si l'ébauche sépalaire se trouve en face, ou à peu près en face, d'une traînée procambiale pédonculaire, il y aura simplement prolongation directe de celle-ci dans l'ébauche sépalaire. C'est le cas ici pour quatre des sépales; si, au contraire, l'ébauche est entre les traînées pédonculaires, le méristème constituera à ce niveau un nouveau cordon qui se développera vers le haut dans l'ébauche sépalaire. La base libre de la trace sépalaire représente alors le niveau où le méristème a commencé à donner un nouveau cordon procambial au moment de l'apparition de l'ébauche correspondante. C'est par la suite seulement que cette trace se raccordera aux autres cordons floraux.

Sixième stade: Apparition du gynécée

Quand les primordiums des étamines et des pétales sont constitués, le centre du réceptacle présente, comme nous l'avons vu, une concavité marquée. La figure 8, pl. VIII représente un stade un peu plus avancé où cette concavité est plus accentuée. Cette dépression centrale constitue la première ébauche de la cavité ovarienne; peu après, en effet, son bord interne commence à se relever en un bourrelet qui constitue le primordium du gynécée. Dans la première ébauche individualisée de gynécée que nous avons observée, en coupe longitudinale (Pl. VIII, fig. 9), ce bourrelet présente une hauteur libre de 60μ environ. A ce moment, la longueur totale de la fleur avec son pédoncule est de 540μ , soit 180 pour le pédoncule et 360 pour le bouton proprement dit.

Celui-ci atteint un diamètre de 400μ . La croissance intercalaire commence donc à se manifester nettement dans l'allongement du pédoncule et des sépales.

La coupe transversale montre que les ébauches pétales sont encore plus courtes que les mamelons staminaux, sauf l'ébauche du pétale antérieur qui a la même longueur que les étamines. Les ébauches staminales commencent déjà à former leurs sacs polliniques qui font quatre saillies sur la coupe transversale de la jeune anthère. Dans les cellules-mères des grains de pollen, les noyaux sont gros et fortement colorés; dans le connectif, au contraire, les cellules commencent à perdre leur caractère méristématique et à devenir parenchymateuses. L'ébauche du gynécée occupe tout le centre du bouton; la cavité ovarienne est creusée profondément à l'intérieur du réceptacle et son fond est nettement en dessous de l'insertion des autres pièces florales. En coupe transversale, la base de cette cavité a la forme d'un triangle dont l'un des sommets est antérieur, les futures régions placentaires étant, à ce niveau, plus épaisses que les régions médianes des carpelles. Au contraire, vers le milieu de la hauteur de l'ébauche pistillaire, la cavité présente une section transversale triangulaire, mais avec un sommet postérieur. A ce niveau, ce sont donc les régions médianes des carpelles qui sont les plus épaisses.

Enfin, vers le haut, on constate que le bourrelet carpellaire est tronqué transversalement à son sommet; il est impossible d'y distinguer des lobes terminaux qui pourraient représenter les sommets des trois carpelles, et l'ouverture de la cavité ovarienne est régulièrement circulaire. La partie libre du bourrelet carpellaire est marquée extérieurement par les empreintes des ébauches staminales appliquées étroitement contre elle. La constitution trimère du gynécée n'apparaît que dans l'épaisseur de la paroi ovarienne plus grande à la base au niveau des placentas, comme l'a déjà noté PAYER. Mais cet auteur n'avait pas observé l'épaississement de la ligne médiane carpellaire vers le milieu de l'ébauche. A ce moment, toute l'ébauche du pistil est entièrement méristématique, sans aucune différenciation cellulaire.

La coupe longitudinale médiane correspondant au même stade (Pl. VIII, fig. 9) ne passe pas par le plan antéro-postérieur, mais sensiblement par un des sépales antérieurs. Elle montre les grands sépales (*s*) un peu plus développés qu'au stade précédent, un mamelon pétaire (*p*) très petit à côté des mamelons staminaux beaucoup plus gros (*e*). Dans ceux-ci,

on distingue déjà la formation des jeunes sacs polliniques qui délimitent ainsi deux régions dans l'étamine: à la base, l'anthère, épaisse, avec, à sa face antérieure, les cellules-mères des grains de pollen; au sommet, l'écaille de connectif, encore charnue et méristématique, mais déjà moins épaisse que l'anthère. On peut voir facilement la cavité ovarienne profondément creusée dans le réceptacle; celui-ci a d'ailleurs une forme générale nettement concave jusqu'à sa périphérie où s'insèrent les sépales. Le méristème terminal qui, au stade précédent, était continu sous toutes les ébauches, sauf les sépales, est maintenant dissocié; les méristèmes staminaux et carpellaires, en particulier, ne sont plus en contact que par leur extrême bord. Dans le méristème staminal, les sacs polliniques commencent, comme nous l'avons dit, à se différencier; le méristème carpellaire, au contraire, est homogène; il forme une gaine d'épaisseur constante en forme d'U dans le réceptacle, autour de la cavité ovarienne, et dans la partie libre du bourrelet carpellaire. Cependant, alors que, dans cette dernière région, le méristème présente des cellules disposées sans ordre prouvant un recloisonnement actif dans toutes les directions, sous la cavité ovarienne, le méristème montre des cellules sous-épidermiques allongées tangentiellement à la cavité, c'est-à-dire suivant le diamètre du réceptacle; cette structure indique un rapide accroissement diamétral de cette région dû à la fois à la division et à l'élongation des cellules. Vers le pédoncule floral, ce méristème passe d'ailleurs rapidement à des cellules parenchymateuses étirées aussi dans la même direction, puis devenant très grandes et isodiamétriques. Ce tissu se retrouve dans toute la longueur du pédoncule; il est limité latéralement par les cordons procambiaux pédonculaires très nettement individualisés maintenant. Il constitue donc, par sa position, sa structure et son origine, une moelle comparable à celle de la tige.

Les faisceaux procambiaux pédonculaires se poursuivent directement dans les sépales; dans les étamines, sur des coupes voisines, on peut voir une trace procambiale très courte et naissant comme une ramification de la trace sépalaire. De plus, c'est à ce stade de l'évolution florale que commence à se former le système vasculaire propre au réceptacle. Celui-ci apparaît sous forme d'anastomoses transversales entre les différents cordons procambiaux pédonculaires et sépalaires. Ces anastomoses, visibles surtout en coupe transversale, ont des formes sinueuses, irrégulières et forment un anneau plus ou moins continu qui relie toutes les traces florales préexis-

tantes, c'est-à-dire les quatre faisceaux pédonculaires et les cinq traces stamino-sépales. En outre, la trace procambiale du pétale antérieur s'est différenciée avant celle de tous les autres pétales, ce qui est en rapport avec le plus grand développement morphologique de ce pétale à ce stade. A sa base, cette première trace pétalaire est reliée à une branche anastomotique transversale. Enfin, c'est aussi à ce moment que se différencient les premières trachées dans les cordons procambiaux préexistants. Dans notre série transversale, il y a une seule trachée lignifiée qui s'est formée dans la trace du sépale postérieur. Son extrémité inférieure se trouve au niveau de la base de la cavité ovarienne; vers le haut, elle ne pénètre qu'à peine dans le jeune sépale. Toutes les autres traces florales sont encore procambiales; dans les quatre cordons pédonculaires, on voit apparaître seulement les premiers tubes criblés.

Septième stade: Apparition des premiers ovules

Toutes les pièces florales étant ébauchées au stade précédent, nous n'allons plus avoir maintenant à étudier que le développement et la différenciation interne de ces pièces. Un des stades les plus importants de cette période est l'apparition des premiers ovules sur les placentas. Voyons quelle est la structure de la fleur à ce moment (Pl. VIII, fig. 10): Sa longueur totale atteint maintenant 1,3 mm., soit 0,4 mm. pour le pédoncule et 0,9 mm. pour le bouton, qui a un diamètre de 0,7 mm. à la base.

Les sépales allongés (*s*) donnent au bouton sa forme générale conique alors qu'elle était aplatie ou sphérique jusqu'alors. A la base des sépales, on peut voir apparaître les ébauches des oreillettes (*or*), simples mamelons cellulaires médians sans autre différenciation qu'un petit groupe terminal de quelques cellules méristématiques. Ces oreillettes sépales se forment donc très tard dans l'évolution florale et apparaissent comme des appendices néoformés sur un sépale déjà très différencié. Leur position médiane et leur forme simple dès l'origine ne permettent pas de les considérer, du point de vue de leur développement, comme formées par les bords latéraux du limbe sépalaire. C'est un mode de formation essentiellement différent, par conséquent, de celui d'une feuille peltée; malgré l'analogie morphologique que le sépale adulte présente avec une telle feuille, l'apparition très tar-

diver des oreillettes et leur mode de formation semblent montrer qu'il s'agit là d'appendices secondaires.

Les pétales (*p*) se sont développés activement et dépassent maintenant tous les cinq le sommet des étamines. Le pétale antérieur est un peu plus long et un peu plus large que les autres, mais ne présente pas d'éperon. Les étamines sont encore toutes semblables morphologiquement, mais à la base des étamines antérieures, on peut voir, à l'extérieur du faisceau libéro-ligneux où la première trachée est différenciée, un massif méristématique lenticulaire; c'est lui qui donnera plus tard l'éperon staminal. Dans les sacs polliniques, les cellules-mères définitives des grains de pollen sont constituées, mais leur membrane est encore mince; les sacs polliniques forment des saillies très accusées dans l'anthère; l'écaille du connectif, beaucoup plus mince que l'anthère, est cependant toujours charnue, formée par quatre ou cinq assises de cellules bien vivantes entre les deux épidermes.

Mais c'est surtout l'évolution du gynécée qui est intéressante. Sa hauteur totale au dessus de son insertion atteint 260 μ . La saillie des placentas s'est accusée, à la partie inférieure du gynécée, et délimite ainsi nettement une région ovarienne avec les placentas et une région stylaire sans placentas saillants. En coupe transversale, la cavité ovarienne conserve sa forme triangulaire, mais à chacun des sommets, il y a une croissance tangentielle de la paroi qui sépare un peu les placentas les uns des autres. La coupe longitudinale montre en outre que la base de la cavité ovarienne s'est considérablement élargie et aplatie constituant un véritable plancher carpellaire à peu près plan, alors qu'il était jusqu'alors en forme de V ou d'U. Le canal stylaire prolonge directement la cavité ovarienne, sa section est circulaire et d'un diamètre supérieur à celui de l'espace interplacentaire ovarien; il est largement ouvert au sommet. On n'observe encore aucune différenciation morphologique du sommet stylaire qui reste parfaitement circulaire, quoique un peu oblique, le bord postérieur étant un peu plus haut que le bord antérieur.

Les premiers ovules sont visibles à la base de chacun des trois placentas sous forme de simples mamelons hémisphériques. La coupe longitudinale montre, sur chaque placenta, un mamelon assez gros situé vers le plancher de la cavité ovarienne et un mamelon moins différencié situé au-dessus du premier; l'ordre de différenciation des ovules est donc acropète. En coupe transversale, on peut voir quatre mamelons

ovulaires juxtaposés sur chaque placenta, les ovules se forment donc en quatre rangées.

Du point de vue histologique, la coupe longitudinale montre une profonde modification par rapport aux stades précédents. En effet, à la base de la cavité ovarienne, sous le plancher qui s'est constitué dans cette région, il n'y a plus aucune trace de méristème. On trouve là, sous l'épiderme, un parenchyme à cellules assez grandes et arrondies, à noyaux peu colorables; vers le pédoncule, ce tissu passe rapidement à la moelle à très grandes cellules dont nous avons déjà noté la présence au stade précédent. Par conséquent, toute activité méristématique a complètement cessé dans cette région, qui ne mérite plus, dès lors, le nom de sommet végétatif. Le plancher de la cavité ovarienne s'est formé par simple élongation des cellules de cette région, sans divisions cellulaires. Par contre, la structure méristématique est conservée à la face interne de la paroi de l'ovaire et dans le style. A la face externe de la paroi ovarienne, au contraire, les cellules commencent à devenir parenchymateuses. C'est ce que montre de même la coupe transversale passant au niveau des premiers ovules; les placentas sont entièrement méristématiques avec des noyaux très fortement colorables surtout au niveau des jeunes ovules; dans les espaces interplacentaires, la face interne de la paroi est, elle aussi, méristématique; la face externe de l'ovaire, tant en face des placentas qu'entre eux, devient au contraire parenchymateuse avec des cellules plus grosses, arrondies, et de petits méats.

C'est seulement quand le gynécée atteint ce degré assez élevé de différenciation, que le cordon procambial médian du carpelle antérieur s'y organise. Ce cordon se constitue entièrement dans le méristème ovarien et stylaire. Il atteint presque le sommet du style, et à la base, il semble être, dès l'origine, en connexion avec la nervure du pétale antérieur précédemment constituée. Ce faisceau carpellaire antérieur est le seul qui existe à ce stade; ni les nervures des carpelles latéraux, ni les cordons placentaires ne sont encore visibles. Pour la constitution de ce premier cordon du gynécée, on ne peut plus parler, comme pour les autres pièces florales, d'une traînée procambiale laissée par un méristème en voie de croissance, puisque, ici, le procambium se différencie dans le méristème lui-même ou tout au moins dans une région où les cellules n'ont pas encore subi d'élongation. Mais ce n'est là qu'une conséquence de la position relative du méristème et du faisceau qui sont parallèles ici, alors qu'ils sont perpendicu-

laïres dans le jeune réceptacle avant l'apparition des primordiums des pièces florales. Il y a en somme une liaison entre procambium et méristème encore plus étroite qu'au début de l'organogénèse florale, due à la position relative des deux tissus et peut-être aussi à un retard relatif de l'activité méristématique sur la différenciation procambiale; mais il ne semble pas que ce soit là une disposition essentiellement différente de celle que nous avons observée dans les premiers stades.

Huitième stade: Différenciation des faisceaux placentaires

A partir du stade précédent, les modifications de forme du bouton sont minimales, il n'y a plus guère qu'une croissance générale de toutes les régions. Seul le pétale et les étamines antérieurs subiront un changement de forme par suite de l'apparition des éperons; l'extrémité du pistil va aussi s'organiser pour donner la tête stigmatique. Mais ces modifications ne se produisent que très tard. Au moment où la fleur atteint une longueur de 2 mm., le pédoncule ayant alors 1,5 mm. de long (Pl. VIII, fig. 12), le pétale antérieur ne présente encore qu'une très faible gibbosité à sa base, les étamines sont encore toutes semblables et les grains de pollen sont en train de subir les divisions de réduction. Le style, de même, est toujours un simple tube largement ouvert au sommet; il commence seulement à se rétrécir au niveau de sa jonction avec l'ovaire; il atteint juste le niveau du sommet des écailles staminales. Les placentas portent maintenant trois ou quatre couches superposées d'ovules, mais même ceux de la base, les plus âgés, sont toujours au stade de mamelons, sans téguments différenciés et la cellule-mère du sac embryonnaire y est encore indistincte.

Les faisceaux de toutes les pièces externes comportent un ou plusieurs vaisseaux spiralés bien lignifiés, le carpellaire antérieur est toujours au stade procambial. C'est à ce moment que les autres faisceaux carpellaires se différencient. Nous avons vu que, dans la partie libre de l'ovaire de *Viola tricolor*, les carpelles latéraux n'ont pas de nervure médiane, mais seulement deux nervures latérales réunies à la base. C'est à la base de chacun des carpelles latéraux qu'apparaissent les premiers éléments procambiaux sous forme d'un cordon unique, réuni dès l'origine aux autres traces florales. Vers le sommet, ce cordon se termine bientôt sans présenter encore la ramification caractéristique de cette espèce. Comme pour le carpelle

antérieur, ce premier cordon procambial s'est entièrement constitué dans le méristème préexistant; les seules différences avec le carpelle antérieur sont, d'une part, la différenciation plus tardive et, d'autre part, la brièveté initiale de ce cordon latéral qui dépasse à peine le fond de la cavité ovarienne. C'est aussi à ce moment que se forment les faisceaux placentaires, et leur mode de formation est assez spécial pour que nous nous y arrêtions un moment.

Sur la coupe longitudinale, on peut voir un faisceau procambial différencié à la base de chacun des placentas, au niveau des premiers ovules. Vers le haut, ce cordon est formé de cellules de moins en moins allongées qui passent ainsi peu à peu au méristème constitutif du placenta. Vers le bas, chacun de ces cordons, arrivé en dessous de la cavité ovarienne, forme un coude brusque pour s'infléchir vers le centre dans le plancher de l'ovaire. Ce plancher ovarien est toujours de nature parenchymateuse et les cordons placentaires viennent s'y terminer librement vers le centre, sans être relié ni entre eux ni aux autres traces florales. A ce stade, il n'y a encore pas trace de plexus sous-ovarien et la moelle à grandes cellules du pédoncule se poursuit directement jusque sous la cavité ovarienne. Sur la coupe transversale, on peut constater que, dès ce stade, il y a déjà deux faisceaux procambiaux distincts dans chaque placenta. Nous avons vu que le placenta de *Viola tricolor* est alimenté par plusieurs cordons indépendants; ceux-ci se constituent donc indépendamment les uns des autres dès l'origine.

La formation des faisceaux placentaires est donc très différente de celle des autres traces florales. Il est évident ici, que la première ébauche des faisceaux placentaires se forme au niveau des premiers ovules, c'est-à-dire à la base des placentas. La différenciation se poursuit de là vers le haut et vers le bas; mais, dans cette dernière direction, au lieu de se relier aux traces préexistantes, chaque faisceau est libre; c'est de l'union de ces faisceaux placentaires que résultera, par la suite, la formation du plexus sous-ovarien. Celui-ci est donc de formation tardive et secondaire; il résulte de l'union des faisceaux placentaires et ne peut en aucune façon être considéré, comme l'admet en particulier GRÉGOIRE pour d'autres fleurs de structure analogue, comme étant la simple terminaison en dôme du système réceptaculaire. Celui-ci est très largement ouvert à son sommet à ce stade, et le plexus sous-ovarien s'y adaptera par la suite par le haut. Ce mode de différenciation explique facilement les quelques cas d'indépendance du plexus

sous-ovarien et des autres traces florales que nous avons observés dans les fleurs adultes d'autres Violacées (*Amphirhox oblongifolia*, *Paypayrola guianensis*, *Hybanthus enneaspermus*). Ce n'est là que la persistance dans la fleur épanouie d'un état qui, chez *Viola tricolor*, n'est que transitoire.

Neuvième stade: Constitution définitive de la fleur

Lorsque le bouton atteint 4 mm. et qu'il est porté par un pédoncule de 2 mm. de long, la constitution définitive de la fleur est réalisée, sauf en ce qui concerne la taille des différentes pièces. Les sépales se sont beaucoup allongés; la croissance des pétales a été un peu plus faible, mais l'antérieur présente maintenant un éperon de 0,6 mm. de long environ encore complètement inclus dans les sépales. De même, les étamines antérieures ont développé leurs appendices qui atteignent presque le fond de l'éperon pétalaire. Le développement des éperons staminaux et pétalaire est donc simultané. Les anthères renferment maintenant des grains de pollen entièrement différenciés et à membrane déjà cutinisée. Dans les écailles staminales, les cellules sont très altérées et beaucoup d'entre elles sont réduites à leurs membranes. Le gynécée a acquis sa forme définitive, le style dépasse le sommet des étamines, il se termine par la tête stigmatique renflée caractéristique de *Viola tricolor* et sa base montre déjà les deux courbures qui existent dans la fleur adulte. La cavité stylaire, large au sommet et s'ouvrant maintenant à la face antérieure par suite de la croissance prépondérante de la face postérieure, se rétrécit progressivement à la base et n'est plus reliée à la cavité ovarienne que par un étroit canal. Dans l'ovaire, les ovules sont tous constitués; ceux de la base sont repliés vers le haut pour constituer des ovules anatropes ascendants, où les téguments commencent à s'ébaucher et où les cellules-mères du sac embryonnaire sont plus ou moins distinctes selon les ovules.

Du point de vue histologique, on peut constater une différence très nette entre les tissus du style et ceux de l'ovaire. Dans toute la longueur du style, les cellules de l'épiderme externe et du parenchyme sont très allongées, celles de l'épiderme interne un peu moins, ce qui prouve que l'allongement du style est dû presque uniquement à l'élongation cellulaire; seul, l'épiderme interne présenterait encore une certaine activité caryocinétique. Dans le stigmate, les cellules, en

moyenne plus petites, démontrent que l'organisation de cette région se fait encore principalement au moyen de divisions cellulaires. Dans l'ovaire, on peut constater que toutes les cellules sont encore petites. L'allongement cellulaire ne joue donc qu'un rôle relativement faible dans la croissance de cette région. Le tableau ci-contre indiquant les dimensions relatives en μ de différentes cellules du pistil au stade envisagé et au stade précédent montre bien ce mode de croissance.

STYLE	9 ^e stade	8 ^e stade
Parenchyme moyen	90 à 120	12 à 15
Epiderme interne	15 à 18	5 à 9
Epiderme externe	30 à 35	12 à 15
PAROI CARPELLAIRE		
Parenchyme moyen	18 à 24	5 à 9
Epiderme interne	10 à 12	5 à 9
Epiderme externe	15 à 18	12 à 15
PLACENTA		
Parenchyme interne	18 à 24	5 à 9
Parenchyme externe	8 à 10	8 à 11
Epiderme interne	10 à 12	5 à 9
Epiderme externe	15 à 18	12 à 15

Cette persistance du tissu méristématique est surtout nette en face des placentas, où l'on peut voir en coupe longitudinale une bande très nette de petites cellules à gros noyau, séparée des épidermes interne et externe par des cellules plus grandes. Ce tissu méristématique est développé jusqu'au sommet de l'ovaire où il prend même une plus grande épaisseur, formant une sorte de bourrelet qui entoure le sommet de l'ovaire et obture ainsi presque complètement la cavité ovarienne au niveau de sa jonction avec la cavité stylaire. Il y a ainsi, dans cette région, passage brusque de la structure méristématique ovarienne à la structure étirée du style. C'est à la face interne de cette bande de tissu méristématique que se trouvent les éléments vasculaires des placentas, qui se divisent irrégulièrement en trois ou quatre faisceaux longitudinaux.

Les nervures carpellaires sont maintenant toutes constituées, les carpelles postérieurs présentent dans leur partie libre, leurs deux nervures latérales sans nervure médiane; le carpelle antérieur a ses trois nervures. Dans ces faisceaux carpellaires, quelques trachées sont déjà individualisées, principalement dans la nervure médiane du carpelle antérieur laquelle se prolonge déjà jusqu'au sommet du style. Au contraire, les faisceaux placentaires sont encore à l'état

procambial. Vers le sommet, le procambium placentaire arrive jusque dans le bourrelet qui termine l'ovaire; vers le bas, les faisceaux présentent toujours le coude brusque sous l'ovaire; mais au lieu de se terminer librement, ils se réunissent maintenant les uns aux autres en formant le plexus sous-ovarien. Celui-ci est constitué par des cellules procambiales allongées, à noyau fusiforme; ces cellules sont orientées dans toutes les directions et constituent un massif grossièrement lenticulaire entièrement entouré par le parenchyme à grandes cellules qui, nous l'avons vu, forme le fond de l'ovaire. Cependant, sur ses bords et à sa partie inférieure, le plexus sous-ovarien est relié aux faisceaux pédonculaires et floraux par des anastomoses semblant irrégulièrement distribuées.

On voit donc que la différenciation du plexus sous-ovarien est très tardive; c'est le dernier élément vasculaire qui se forme, postérieurement à toutes les traces florales et en particulier aux faisceaux placentaires. On doit donc le considérer comme le résultat de la fusion de ceux-ci et non comme leur lieu d'origine. Cette différenciation tardive explique que, dans la fleur épanouie, ce plexus conserve encore une structure presque entièrement procambiale, sa formation ayant eu lieu peu de temps avant l'épanouissement.

Dixième stade: Fleur épanouie

La structure complète de la fleur étant réalisée dès le stade précédent, le passage à la fleur épanouie se fera simplement par l'accroissement général de toutes les parties et la différenciation des vaisseaux dans le procambium. La structure de la fleur épanouie a déjà été étudiée par de nombreux auteurs; nous avons nous-même noté quelques remarques à ce sujet au chapitre précédent et nous ne reviendrons donc pas ici sur cette question. Nous nous contenterons d'examiner ici la structure histologique des parois ovariennes, d'abord dans la fleur épanouie, puis pendant le développement du fruit.

Au moment de l'épanouissement de la fleur, le tissu méristématique subsiste, en face des placentas, sous forme d'un massif extérieur aux faisceaux placentaires (Pl. IX, fig. 1). Entre les placentas, ce tissu est devenu beaucoup plus mince et forme seulement une couche de deux ou trois assises cellulaires située à la face interne des faisceaux carpellaires et se reliant aux angles des massifs méristématiques placentaires. En face des placentas, on peut distinguer maintenant deux

régions dans le méristème (Pl. IX, fig. 2) : une région interne, limitée intérieurement aux faisceaux placentaires et où les cellules sont isodiamétriques et relativement grandes, quoique sans méats entre elles; une région externe, où les cellules, plus petites, sont étirées tangentiellement et contiennent des noyaux fusiformes analogues à ceux d'un procambium. C'est cette dernière région qui se prolonge seule dans la paroi ovarienne, entre les placentas, avec la même structure histologique; elle y forme une lame tapissant toute la face interne de la paroi ovarienne et interrompue seulement au niveau de la ligne médiane, là où aura lieu la déhiscence de la capsule. La partie externe du tissu méristématique des carpelles, qui entourait précédemment les nervures carpellaires, est devenue entièrement parenchymateuse et les faisceaux carpellaires ne sont plus entourés que de parenchyme. Il est intéressant de noter, au passage, que le tissu méristématique nettement distinct du parenchyme banal du reste de l'ovaire, est particulièrement fragile. Ayant eu, par hasard, l'occasion de couper des fleurs qui s'étaient développées pendant une longue période de sécheresse et de chaleur, nous avons pu constater que ce tissu était constitué par des cellules mortes et très altérées, dont les membranes s'étaient écrasées les unes sur les autres, alors que les cellules voisines étaient encore intactes. Les cellules méristématiques ovariennes étaient donc les premières et les plus fortement altérées par la rigueur des conditions de développement.

Onzième stade: Jeune capsule

Peu de temps après la fécondation, quand les pétales sont fanés, la structure histologique reste la même, mais on note quelques modifications dans l'appareil vasculaire. Tout d'abord la différenciation de plus en plus poussée du plexus sous-ovarien où le nombre des éléments spiralés s'accroît. Ces trachées restent cependant toujours courtes et entrelacées irrégulièrement, sans constituer de véritables faisceaux libéro-ligneux. La liaison avec les faisceaux réceptaculaires est maintenant complète et assurée par des anastomoses nombreuses, toutes pourvues de trachées et disposées sans ordre. La deuxième modification porte sur l'importance relative des faisceaux du carpelle antérieur. Au moment de l'épanouissement, la nervure médiane est nettement plus forte que les nervures latérales qui longent les placentas;

la proportion devient inverse dans la jeune capsule où la nervure médiane conserve sensiblement sa taille primitive alors que les latérales continuent à se développer et émettent de nombreuses ramifications dans la paroi carpellaire. Ces nervures latérales tendent ainsi à supplanter la nervure médiane dans son rôle d'innervation du carpelle. De même, les nervures latérales des carpelles postérieurs se développent et émettent de nombreuses ramifications. Elles n'ont pas ici à supplanter les nervures médianes puisque celles-ci sont absentes dès l'origine dans la paroi ovarienne. Rappelons cependant que ces nervures latérales sont des dépendances des nervures médianes carpellaires et non des nervures placentaires. Ce n'est donc pas le système vasculaire placentaire qui supplante le système carpellaire, mais simplement le système carpellaire qui développe davantage ses branches latérales que ses médianes.

Douzième stade: Capsule bien développée, encore verte

Pendant la croissance de la capsule, les régions placentaires s'épaississent considérablement. Sur une coupe transversale, il est facile de constater que cet épaississement est dû uniquement à l'accroissement de la région interne du tissu méristématique qui recouvre les faisceaux placentaires (Pl. IX, fig. 3); cet accroissement résulte lui-même de l'élongation dans le sens radial des cellules constitutives. A l'extérieur des faisceaux placentaires, on a donc maintenant un tissu formé de très grandes cellules allongées radialement, à membranes minces et cellulósiques et dont le contenu protoplasmique est en voie de disparition. Les noyaux qui persistent encore sont accolés aux membranes, beaucoup d'ailleurs sont plus ou moins altérés. Cette élongation radiale considérable ne frappe que la région interne de ce tissu primitivement méristématique; les cellules de la région externe conservent à peu près leur taille et leur forme, l'hypertrophie des placentas ayant lieu surtout vers l'intérieur de l'ovaire. Ce n'est donc pas ici le tissu nourricier du placenta qui s'hypertrophie pendant le développement de la capsule, mais bien le tissu extérieur aux faisceaux qui ne joue aucun rôle nutritif et n'est même parcouru par aucun faisceau libéro-ligneux. Pendant ce développement, le parenchyme banal ne subit pas de modification appréciable, pas plus que le tissu méristématique carpellaire. On note simplement, dans ces régions, la prépondérance de

plus en plus grande des nervures latérales carpellaires dont les ramifications parcourent maintenant tout le parenchyme à l'extérieur du tissu primitivement méristématique. Le paren-

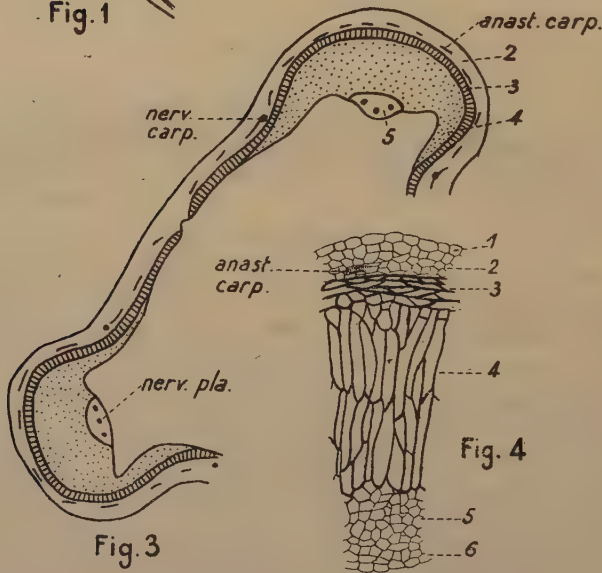
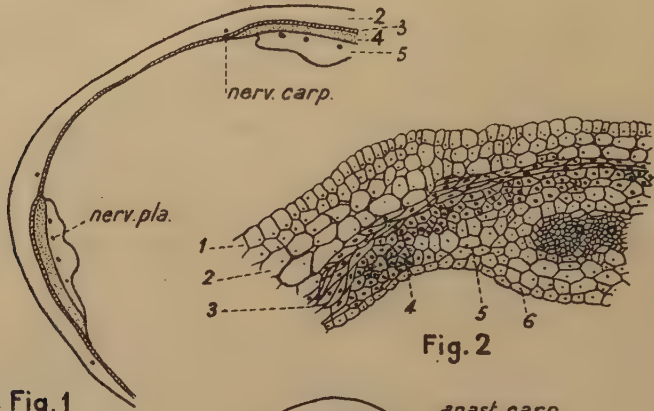


PLANCHE IX

Développement de la capsule de *Viola tricolor*.
(Fig. 1: x28; Fig. 2: x125; Fig. 3: x15; Fig. 4: x60).
Légende dans le texte.

chyme intérieur à ce tissu, qui n'existe qu'en face des placentas, est alimenté par les faisceaux placentaires, et aucune anastomose ne relie les deux systèmes.

Treizième stade: Capsule mûre

Si nous effectuons une coupe transversale dans une valve du fruit au moment de sa déhiscence, nous constaterons que le tissu primitivement méristématique est maintenant entièrement et fortement lignifié; il mérite le nom de tissu scléreux ou tissu mécanique si l'on envisage le rôle qu'il joue dans la déhiscence de la capsule et la dispersion des graines. Les cellules n'ont pas sensiblement changé de forme; autour des faisceaux placentaires, les grandes cellules radiales dessinent une sorte d'éventail lignifié dont le bord supérieur externe est tapissé par deux ou trois couches de cellules à peu près isodiamétriques (Pl. IX, fig. 4); ces cellules sont lignifiées elles aussi et à membranes très épaisses, celles-ci sont de composition chimique sans doute un peu différente, car la coloration à la Safranine y fait apparaître une teinte orangée, alors qu'elle est franchement rouge dans les cellules en éventail. Ces cellules scléreuses très épaisses sont développées en outre entre les placentas, dans les deux lames latérales de chaque valve de la capsule. Seule une mince ligne située en face des nervures médianes carpellaires ne se lignifie pas et prépare ainsi la déhiscence. L'ensemble de ce tissu mécanique est recouvert extérieurement par le parenchyme persistant et resté cellulosique, dans lequel on observe de nombreux faisceaux libéro-ligneux provenant tous des nervures latérales carpellaires; la nervure médiane antérieure, qui se trouvait au niveau de la fente de déhiscence antérieure, est très réduite et déchirée au moment de la déhiscence.

Après la déhiscence de la capsule, le tissu lignifié joue un rôle important dans la dispersion des graines. On a déjà décrit (MASSART 1921, pp. 332-333) et il est facile d'observer que, au moment de l'ouverture de la capsule, les trois valves sont largement étalées et portent sur leur ligne médiane ventrale les graines disposées sur un ou deux rangs. Peu de temps après, les bords des valves se referment sur les graines. Par suite de la forme ovoïde de celles-ci et du fait que le bord des valves n'atteint guère que le milieu des graines, la pression exercée par les valves en se refermant tend à expulser les graines. Quand la pression est suffisante, le funicule se rompt et les graines sont projetées successivement à une distance pouvant atteindre plusieurs mètres. L'expulsion se fait en général, pour les différentes graines, en allant de l'extrémité de la valve vers son point d'attache. Quand toutes les graines

sont ainsi dispersées, les bords des valves, d'abord appliqués étroitement l'un contre l'autre, s'écartent peu à peu et chaque valve reprend définitivement sa forme primitive. L'ensemble de ces mouvements est évidemment dû à la dessiccation du tissu mécanique; nous avons pu le vérifier nous-même en mettant des fruits mûrs soit dans l'eau, soit dans l'alcool. Dans l'eau, l'expulsion des graines n'a pas lieu et les valves restent ouvertes; dans l'alcool, au contraire, les mouvements se produisent d'autant plus rapidement que le titre de l'alcool est plus élevé. Les différences de tension qui existent ici ne sont pas liées, d'ailleurs, à la valeur absolue de la déshydratation puisque, à l'état initial et à l'état final déshydraté, la forme de la valve est la même, mais sans doute seulement à des différences de vitesse de déshydratation et peut-être aussi au fonctionnement de cellules encore vivantes, car une fois la valve étalée, après la dispersion des graines, il n'est plus possible de faire rapprocher ses bords, même en la réhydratant.

Remarques sur le développement d'autres espèces de *Viola*

En dehors de l'étude détaillée de l'ontogénie florale de *Viola tricolor*, nous avons effectué quelques observations à différents stades du développement chez d'autres espèces indigènes du genre *Viola*. Nous avons constaté que les grandes lignes du développement étaient les mêmes chez toutes les espèces observées. Nous n'avons donc pas cru devoir faire une étude détaillée de l'ontogénie florale d'autres *Viola* indigènes; nous nous contenterons de noter ici les quelques différences intéressantes que nous avons pu remarquer dans les autres espèces à un moment ou à un autre de leur ontogénie.

Section *Nomimum*. Nervation de la capsule

Nous avons vu que c'est seulement chez les Pensées que la nervure médiane des carpelles postérieurs n'existe pas. Chez les Violettes, au contraire, chacun des trois carpelles a une nervure médiane et deux nervures latérales. Or, dans tous les fruits de Violettes observés, le développement de l'appareil vasculaire se fait, dans les trois carpelles, comme nous l'avons observé dans le carpelle antérieur de *Viola tricolor*: c'est-à-dire que les nervures médianes restent grêles et peu ramifiées alors que les nervures latérales grossissent pendant tout le

temps du développement du fruit et se ramifient abondamment dans tout le parenchyme situé à l'extérieur du tissu mécanique. Dans le fruit mûr, les nervures médianes carpellaires ont presque totalement disparu. Par conséquent, dans tous les cas observés, les valves du fruit sont alimentées par des ramifications des nervures latérales carpellaires. Remarquons d'ailleurs que ces nervures sont, par leur origine, des dépendances du système carpellaire; la paroi du fruit n'est donc jamais alimentée par les faisceaux placentaires, contrairement à ce qu'a figuré KRAEMER et à ce que l'on décrit souvent pour d'autres fruits. Ici, les systèmes vasculaires principaux des carpelles et les systèmes placentaires sont toujours complètement séparés l'un de l'autre par le tissu mécanique et aucune anastomose ne les relie jamais à travers ce tissu; c'est seulement à la base du style qu'ils peuvent entrer en contact par quelques petits faisceaux sinueux et très grêles. Tout le parenchyme extérieur au tissu mécanique est donc alimenté par le système carpellaire, issu d'abord de la nervure médiane puis des nervures latérales. Le système placentaire n'alimente que les ovules et la bande de tissu parenchymateux sur laquelle ils sont insérés.

Viola elatior. Développement du tissu mécanique

Chez *Viola elatior*, le développement général est le même que chez *V. tricolor* à cette différence cependant que la formation du tissu mécanique y est plus tardive. Dans la fleur épanouie, le tissu mécanique est encore entièrement à l'état méristématique sans différenciation. C'est seulement dans la jeune capsule que, à sa face interne, les cellules commencent à s'agrandir en face des placentas. Il est intéressant de remarquer d'ailleurs que, chez *Viola elatior*, la croissance du pédoncule se poursuit un certain temps encore après que la fleur est fanée, à peu près jusqu'au moment où le tissu mécanique perd son caractère méristématique. Il semble donc que l'on puisse établir une corrélation entre ces deux faits et admettre que la croissance pédonculaire ne peut se poursuivre que s'il reste du tissu méristématique indifférencié dans le jeune fruit.

§ 3. — Conclusions de l'étude ontogénique

De cette étude du développement de la fleur de *Viola tricolor*, nous devons retenir un certain nombre de faits qui peuvent nous être utiles pour la compréhension de la structure florale des Violacées. Le point principal, que nous considérons en premier lieu, est l'évolution du méristème terminal dans la fleur. Nous envisagerons ensuite le problème de la différenciation vasculaire, puis ceux qui se rapportent à l'interprétation des pièces florales.

**

Evolution des méristèmes

Lorsque l'ébauche florale n'est qu'un mamelon sans différenciation morphologique, le méristème a la forme d'une simple calotte hémisphérique reposant sur les cellules parenchymateuses plus grandes issues de son fonctionnement et qui, progressivement, soulèvent le méristème terminal. Un peu plus tard, le sommet de l'ébauche s'aplatit et prend la forme d'un plateau, recouvrant toujours le parenchyme sous-jacent de structure homogène, dans lequel il n'est pas possible de distinguer un pléromè et un périblème, analogues à ce que l'on décrit souvent pour les axes végétatifs. Dans ces premières phases du développement, nous avons donc vérifié, chez *Viola*, les observations faites par GRÉGOIRE dans d'autres fleurs.

Sur le plateau méristématique ainsi constitué, des cloisonnements, plus actifs en certaines régions qu'à d'autres, amènent la formation des ébauches des pièces florales. D'abord les trois sépales externes, puis les deux internes à peu près en même temps que les pétales, enfin les étamines; ces trois formations se produisent très rapidement à la suite les unes des autres. Jusqu'à ce moment, toutes ces ébauches sont entièrement méristématiques et, à la base, elles restent reliées entre elles par le plateau méristématique initial encore continu. Mais, le développement se poursuivant, la parenchymatisation de la base du méristème atteint la base des ébauches des pièces florales et les méristèmes propres à chacune d'elles se séparent les uns des autres. Cette séparation intéresse d'abord les sépales; dès que ceux-ci ne sont plus reliés au

méristème commun, ils perdent eux-mêmes leur caractère méristématique et s'allongent très rapidement par élongation cellulaire. Seul persiste à la base de chaque sépale un petit massif méristématique qui donnera plus tard naissance à l'oreillette. Pour les pétales et les étamines, la séparation des pièces apparaît plus tardivement et, pendant un certain temps, les dix ébauches pétalaires et staminales sont reliées entre elles, à la base, par un bourrelet circulaire commun. Ce bourrelet, formé dès l'origine comme une partie provenant directement du plateau méristématique, pourrait sembler être une dépendance directe du réceptacle, puisque, à ce stade, on peut appeler réceptacle le plateau méristématique lui-même; mais il faut remarquer que la structure histologique des ébauches des étamines et des pétales n'est pas nettement distincte de celle du réceptacle et qu'on ne peut, de ce fait, tracer aucune limite précise entre les deux. L'ontogénie histologique est donc, elle aussi, impuissante à déterminer si le tube staminal est une formation réceptaculaire ou le résultat de la soudure des bases des pièces florales.

C'est en dernier lieu que se forme l'ébauche du pistil sous forme d'un simple bourrelet circulaire dans lequel il est impossible de distinguer les trois carpelles. Pendant cette formation, le bourrelet pistillaire et le bourrelet stamino-pétalaire se soulevant, alors que le centre de la fleur ne suit pas cette évolution, la cavité ovarienne est ainsi assez profondément enfoncée dans le réceptacle et l'ovaire est, par suite, infère. A ce moment du développement, la fleur de *Viola* présente donc une structure analogue à celle que nous avons observée dans les fleurs adultes de *Gloeospermum sphaerocarpum* ou *Paypayrola guianensis*, par exemple. Mais ici encore la structure histologique ne permet pas de préciser la valeur morphologique de la partie inférieure de l'ovaire.

Peu après que toutes les ébauches de pièces florales sont ainsi constituées, le phénomène essentiel qui se produit est une augmentation du diamètre de la région d'insertion des pièces sur le réceptacle. Cet accroissement en diamètre se produit par une élongation cellulaire localisée entre les ébauches des pièces, de sorte que celles-ci deviennent toutes indépendantes. Les pétales et les étamines se séparent, car la région méristématique, qui leur était commune à la base, s'aplatit en même temps que ses cellules s'allongent transversalement. Bientôt, d'ailleurs, pétales et étamines perdent leur structure méristématique pour devenir plus ou moins rapidement et complètement parenchymateux. Mais l'augmentation

de diamètre a une conséquence beaucoup plus importante pour le méristème du pistil. Avant cet accroissement, celui-ci avait une forme en cupule et se trouvait au centre de la fleur, on pouvait donc encore le considérer comme un méristème terminal. Mais l'accroissement diamétral, qui est très important dans le fond de la cavité pistillaire, a pour résultat de faire disparaître dans cette région toute structure méristématique. A ce moment, le sommet apparent de l'axe, c'est-à-dire la base de la cavité ovarienne, est constitué uniquement par du parenchyme à grandes cellules; il n'y a plus de méristème à proprement parler terminal. Le méristème pistillaire qui, à l'origine, en était une partie, a pris de ce fait la forme d'un tronc de cône coiffant le sommet morphologique de l'axe. Mais, si l'augmentation du diamètre amène de grandes modifications dans le fond de l'ovaire, elle n'en amène pas de moins importantes dans ses parois. La première consiste en une différenciation de cette paroi en deux couches superposées, la partie externe devenant rapidement parenchymateuse comme les autres pièces florales externes, alors que l'interne reste méristématique; cette zone méristématique interne ne conserve pas d'ailleurs une épaisseur constante; elle s'amincit considérablement dans la région médiane des carpelles et reste au contraire épaisse le long des placentas. C'est pendant ce temps que le style se constitue par simple élongation cellulaire et que la cavité ovarienne se ferme presque complètement au niveau de l'insertion du style. Le méristème pistillaire, le seul qui persiste alors dans la fleur, présente à ce moment sa forme définitive, celle d'une calotte hémisphérique épaissie à son pôle supérieur et suivant trois piliers longitudinaux opposés aux placentas. Cette structure persiste dans la fleur adulte et dans la jeune capsule où, enfin, le méristème se transforme pour donner le tissu mécanique du fruit.

La formation des pièces florales externes: sépales, pétales et étamines, ne présente pas de difficultés d'interprétation insurmontables. Les analogies avec le développement d'une feuille végétative sont nombreuses; en particulier, la disparition rapide de la structure méristématique faisant place à un accroissement par élongation cellulaire. On sait, en effet, qu'une des différences essentielles entre l'appendice et l'axe des Angiospermes est que, dans le premier, la croissance est limitée par suite du fonctionnement éphémère d'un méristème peu actif, alors que dans le deuxième le méristème terminal persistant permet une croissance continue. Mais la formation du pistil a lieu de façon assez différente. Le méristème

morphologiquement terminal disparaît de bonne heure au niveau du fond de la cavité ovarienne; alors que le tissu méristématique persiste à la face interne de l'ovaire pendant tout son développement jusqu'au fruit mûr. Si l'on admet que le méristème persistant caractérise la tige, on est conduit à conclure que la partie externe de l'ovaire, ainsi que le style, serait constituée par des organes appendiculaires devenant rapidement parenchymateux et jamais distincts dans le développement. La partie interne de l'ovaire, en particulier les piliers placentaires et le bourrelet sus-ovarien, représenterait le sommet de l'axe invaginé en une coupe refermée à son sommet. Le développement du pistil semblerait ainsi confirmer les hypothèses des anciens auteurs qui, comme PAYER ou EICHLER, considéraient que les placentas étaient de nature axile et le reste des carpelles de nature appendiculaire.

Mais, en fait, peut-on parler ici de méristèmes persistants puisque, un peu avant la maturité du fruit, ces cellules s'agrandissent et se différencient comme les autres cellules du carpelle? Il semble plus exact de dire que, dans les placentas, le méristème dure plus longtemps que dans les autres parties de la fleur, mais qu'il s'agit là simplement d'une adaptation histologique du jeune fruit et non de la véritable persistance d'un méristème terminal de tige transformé. Comme tous les méristèmes finissent par disparaître plus ou moins tôt dans la fleur et le fruit, le caractère de persistance de ce tissu ne peut donc être invoqué pour déterminer le rôle de l'axe et de l'appendice dans la fleur, au moins à la fin de son développement. Nous remarquerons enfin que nous n'avons observé que dans le genre *Viola* cette persistance du méristème dans l'ovaire de la fleur épanouie. Nous n'avons pu la retrouver dans les autres fleurs de Violacées étudiées au chapitre premier; mais il est vrai que ces observations histologiques sur du matériel d'herbier sont obligatoirement très imprécises.



Différenciation des cordons procambiaux

L'étude du développement de la fleur nous a montré que les cordons procambiaux pouvaient avoir, dans la fleur, deux origines différentes. Les uns, les premiers formés, proviennent directement du méristème terminal avec lequel ils sont en contact dès l'origine; les autres se différencient secondairement et plus tardivement au sein de cellules qui ont perdu au

préalable leur caractère méristématique et ont déjà subi une élongation notable.

Dès que la calotte méristématique est portée par une zone parenchymateuse nettement distincte du méristème lui-même, on peut voir dans ce parenchyme sous-jacent des traînées de cellules plus petites et à noyau plus gros qui constituent le prodesmogène qui, rapidement, devient un procambium typique avec les cellules allongées, à noyau fusiforme, caractéristiques de ce tissu. Au fur et à mesure que le méristème fonctionne et engendre du parenchyme qui le soulève peu à peu, le cordon de prodesmogène se développe en restant constamment en rapport au sommet avec le méristème proprement dit, pendant que sa partie basale se différencie peu à peu en procambium. Il se forme ainsi ce que nous avons appelé des « traînées procambiales » issues directement de l'activité du méristème terminal et qui le suivent dans son développement. Tout à fait à l'origine, il y a ainsi deux traînées procambiales disposées symétriquement de chaque côté de l'ébauche; rapidement, chacune d'elles se clive longitudinalement en deux par suite de la croissance des cellules médianes de chaque traînée. Il y a alors quatre traînées procambiales qui sont à l'origine des quatre faisceaux pédonculaires.

Cette observation vient confirmer celles de GRÉGOIRE (1938) sur le *Butomus*, par exemple, où il a pu voir un « cordon de procambium dans la base du réceptacle floral, alors que celui-ci est encore dépourvu de toute trace de primordium », ce qui prouve une différenciation acropète de ce procambium.

C'est au moment où ces quatre faisceaux pédonculaires se constituent qu'apparaissent les ébauches des trois sépales externes. Cette différenciation entraîne des modifications dans la symétrie des traînées procambiales, car trois d'entre elles se placent directement sous les trois premières ébauches; par suite, l'une d'elle, de latérale, devient postérieure. On peut admettre que ce déplacement d'une traînée est dû au fait que le méristème, devenant plus actif dans la région postérieure de l'ébauche pour produire le primordium du sépale postérieur, devient en même temps plus actif à sa face profonde et engendre alors le prodesmogène au lieu de parenchyme. La quatrième traînée va, de même, être « aspirée » par le développement du quatrième sépale latéral qui lui est à peu près superposé. Mais le cinquième sépale latéral, de ce fait, ne sera superposé à aucune traînée procambiale préexistante. Nous allons voir alors apparaître un fait nouveau. Dans la région où se constitue la première ébauche du cinquième sépale, on

voit se former en même temps une nouvelle trainée procambiale. Au premier stade, cette trainée nouvellement apparue sous le méristème est sans aucune connexion avec les trainées préexistantes et elle se développe vers le haut, comme les trainées précédentes, au fur et à mesure que l'ébauche se soulève. Nous avons ici une démonstration très nette de l'origine de la différenciation vasculaire des pièces florales. Les premières traces de procambium apparaissent en même temps que la première ébauche de cette pièce et à sa base, en dessous du méristème terminal. Il est vraisemblable que l'on peut généraliser ce mode de formation à toutes les pièces florales. Seulement, dans la plupart d'entre elles, cette première apparition est masquée par l'existence, en dessous du méristème terminal, de faisceaux plus anciens auxquels les cordons nouvellement formés se soudent dès l'origine. C'est ce que nous avons vu pour les quatre premiers sépales quand existent déjà les quatre faisceaux pédonculaires. C'est aussi ce qui se produit quand les étamines se différencient, car le procambium sépalair existe déjà en dessous de chaque ébauche staminale. Nous avons vu une autre preuve de ce mode de formation des faisceaux procambiaux dans les fleurs de certaines Violacées étudiées dans le premier chapitre, où des traces florales se terminaient librement vers le bas. Cette structure se comprend très facilement si l'on admet pour toutes les pièces florales une différenciation à la fois basipète et basifuge de l'appareil vasculaire analogue à celle que nous avons constatée dans le cinquième sépale de *V. tricolor*.

Quand les ébauches des trois verticilles externes sont constituées, on voit apparaître dans la fleur des cordons procambiaux nouveaux, formés non pas directement à partir du méristème terminal, mais dans des régions déjà parenchymateuses. Ces nouveaux cordons se constituent entre les traces préexistantes, formant des anastomoses entre elles, pour aboutir finalement à la constitution d'un anneau continu dans la base du réceptacle; c'est dans cet anneau que les traces florales du cinquième sépale et des pétales vont venir se jeter, en se différenciant vers le bas à partir de leur point origine. La différenciation de ce procambium secondaire se fait de façon tout à fait différente des trainées procambiales constituées en premier lieu. En effet, les cellules qui se trouvaient entre les trainées primitives sont assez grosses, avec un noyau relativement petit, semblant être déjà dans la phase quiescente définitive. Cependant, la constitution du procambium aux dépens de ces cellules prouve qu'elles sont encore capables de

se diviser pour engendrer les petites cellules à gros noyau caractéristiques du procambium. D'ailleurs, ce procambium secondairement formé se distingue au début assez nettement du procambium provenant des traînées initiales par le fait que les cellules du premier sont orientées sans ordre, alors que celles du dernier sont toutes allongées parallèlement à l'axe de la traînée.

C'est quand cet anneau s'est constitué que les faisceaux carpellaires se différencient. Cette différenciation se fait comme pour les autres pièces florales sous forme d'une traînée procambiale, mais le méristème étant, dans l'ovaire, presque parallèle à la direction des faisceaux carpellaires, la traînée provenant du sommet du méristème reste appliquée plus ou moins étroitement à la partie basale de ce même méristème. Le raccord des faisceaux carpellaires se fait, ici encore, soit aux traces préexistantes (pétale antérieur pour le carpelle antérieur différencié le premier), soit à l'anneau procambial secondaire. Quand le style se différencie, il le fait par simple élongation cellulaire, sans activité méristématique localisée et le procambium du faisceau antérieur s'y constitue assez tardivement aux dépens des cellules déjà un peu étirées par l'allongement de cet organe. Il y a en somme, dans le style, différenciation vers le haut aux dépens des cellules parenchymateuses, comme il y a habituellement différenciation vers le bas pour les faisceaux procambiaux constitués en premier lieu.

La différenciation des faisceaux placentaires se fait d'une manière un peu différente de celle des faisceaux précédents. Leur première ébauche apparaît au niveau des premiers ovules, c'est-à-dire à la base du jeune ovaire, dans une région où la structure méristématique persiste encore. A partir de ce point, les faisceaux placentaires se différencient à la fois vers le haut et vers le bas. Vers le haut, ils parcourent les placentas dans toute leur longueur, mais, vers le bas, ils s'infléchissent vers le centre du réceptacle et vont se réunir dans cette région pour former le plexus sous-ovarien. La formation de ce plexus est très tardive; pendant longtemps, il reste sans aucune connexion avec les autres faisceaux procambiaux. Nous avons donc là un exemple très net de différenciation basipète des faisceaux dans un tissu déjà nettement parenchymateux; cette différenciation est ici particulièrement facile à observer parce qu'elle est beaucoup plus tardive et plus lente que celle des autres traces florales; cela amène une persistance prolongée de l'indépendance des faisceaux, alors que, pour les autres traces, cette indépendance est de très courte durée et parfois

impossible à observer. C'est seulement quand le plexus est constitué qu'il se relie aux autres faisceaux par du procambium formé ici encore au sein de cellules parenchymateuses. La différenciation du procambium placentaire présente donc de grandes différences avec celle des autres traces florales et nous retrouvons dans le développement ce caractère d'indépendance des faisceaux placentaires vis-à-vis du reste de l'appareil vasculaire floral que nous avons déjà noté au premier chapitre.

GRÉGOIRE (1938, p. 427) avait déjà insisté sur la formation du système réceptaculaire indépendant des traces des pièces florales. Pour lui, « *le système réceptaculaire est un amas réticulé disposé en plateau, en coupole ou en nappe et constituant une canalisation collectrice où débouchent les faisceaux pédonculaires et d'où partent les faisceaux floraux* ». Mais les observations que nous avons faites chez *Viola* ont montré que les faisceaux floraux ne partent pas de ce système mais s'y rendent en se différenciant dans le sens basipète à partir des bases des primordiums floraux. Il n'y a donc pas ici l'opposition que GRÉGOIRE veut voir entre tige feuillée et fleur. Nous sommes d'accord avec lui quand il dit que « *les cordons procambiaux se forment de bas en haut dans l'inflorescence, dans les pédoncules, dans le réceptacle* », mais nous sommes en désaccord quand il poursuit: « *et à partir de celui-ci dans les organes floraux. Contrairement aux faisceaux de l'axe feuillé, ils ne prennent origine dans aucun organe latéral ni bractéal ni floral: ils se rendent vers ces organes* ». Les multiples observations que nous avons faites dans ce sens chez les Violacées prouvent que, si la différenciation procambiale est acropète en-dessous du réceptacle, elle est basipète pour les traces florales au-dessus du système réceptaculaire, exactement comme pour la pousse feuillée.

En résumé, nos observations sur la différenciation procambiale nous ont amené à mettre en évidence les faits essentiels suivants:

1° *Les faisceaux procambiaux du pédoncule, puis des pièces florales, se développent dans le sens basifuge en suivant le développement vers le haut du méristème terminal avec lequel ils sont en contact;*

2° *La première apparition du procambium propre aux pièces florales a lieu peu de temps après la formation de l'ébauche et à la base de celle-ci. A partir de ce point, le cordon procambial se différencie dans le sens basipète au sein de cellules déjà parenchymateuses pour aller se joindre aux faisceaux*

préalablement formés. Ce raccord peut d'ailleurs être très précoce et très rapide quand le nouveau procambium se forme près d'un cordon préexistant;

3° Certains faisceaux procambiaux (anneau basal réceptaculaire, plexus sous-ovarien) se différencient entièrement aux dépens de cellules déjà parenchymateuses, indépendamment de tout méristème.

*
**

Interprétation des pièces florales

Nous remarquerons tout d'abord que toutes les ébauches de pièces florales sont toujours simples et entières. A aucun moment du développement on n'y voit apparaître une trilobation qui pourrait traduire l'existence de lobes stipulaires.

Nous observerons ensuite que nous n'avons pas noté, dans le développement des pièces florales, de différences assez grandes avec le développement habituel de la feuille végétative pour rejeter, sur les bases de l'ontogénie, l'interprétation foliaire de la fleur. Nous considérons donc que les pièces florales représentent bien des feuilles quant à leur développement; nous étayerons d'ailleurs ce point de vue au chapitre suivant en comparant la fleur à la pousse feuillée des *Viola* elles-mêmes.

SÉPALES

Un point litigieux de l'interprétation du sépale est la valeur morphologique des oreillettes. Notre étude nous a montré que le sépale se développe à l'origine comme une simple lame entière et sans appendice. Au début, l'ébauche est entièrement méristématique, mais, assez rapidement, les divisions cellulaires cessent presque complètement; le sépale grandit alors rapidement par une élongation considérable, qui atteint toutes les cellules à l'exception d'un petit massif situé à la base et à la face externe du jeune sépale. Ce petit massif méristématique reste sans changement pendant tout le début du développement, et ce n'est qu'assez tard qu'il donne naissance, par division et par élongation des cellules, aux oreillettes. Par conséquent, celles-ci se forment très tardivement aux dépens de sépales déjà entièrement constitués et ayant la forme d'une lame parenchymateuse simple. Ce développement tardif est tout à fait différent de celui d'une feuille peltée normale et

nous sommes amenés ainsi à considérer les oreillettes comme des *appendices formés secondairement sur le sépale entièrement constitué*.

PÉTALES

Le développement des pétales se fait de la même façon que celui des sépales, mais beaucoup plus lentement. C'est-à-dire qu'une fois que les ébauches méristématiques sont constituées, elles restent longtemps formées par des cellules très petites; l'élongation qui fait croître rapidement les pétales n'apparaît que tardivement, alors que les ébauches sépalaires et staminales ont déjà subi cette élongation des cellules. De même que pour les sépales, l'éperon du pétale antérieur se développe seulement quand le pétale a atteint sa structure histologique presque définitive et une assez grande taille; mais, ici, il est difficile de distinguer une région méristématique qui lui donnerait naissance; les mensurations de cellules montrent que la croissance se fait surtout par élongation cellulaire de toute l'épaisseur du pétale et l'activité caryocinétique doit être faible. Du point de vue de sa formation, l'éperon, comme l'a noté BUGNON, se rapproche donc d'un pétiole de feuille végétative, qui, lui aussi, se forme tardivement et surtout par élongation cellulaire. Il diffère des oreillettes des sépales par l'absence de région méristématique nettement différenciée et par le fait que l'élongation intéresse toute l'épaisseur de l'organe.

ÉTAMINES

La très jeune étamine est formée par un massif méristématique d'abord homogène, mais au sein duquel les sacs polliniques commencent de bonne heure à se différencier. Dès que cette différenciation est commencée, elle permet de distinguer les régions fondamentales de l'étamine: sacs polliniques, connectif et écaille terminale; tout se passe en somme comme si les sacs polliniques n'étaient pas autre chose qu'une différenciation de la base de la face interne du primordium. De ce fait, la base de l'étamine montre deux régions accolées: les sacs polliniques et le connectif; le sommet, au contraire, est formé par une lame simple, prolongeant directement le connectif et possédant, d'ailleurs, la même structure histologique. Ce n'est que beaucoup plus tard dans le développement, peu

de temps avant l'épanouissement de la fleur, que l'on peut voir apparaître les saillies longitudinales des sacs médians qui, selon BUGNON, représenteraient les bords libres des stipules. Au contraire, l'écaille terminale, elle, apparaît dès l'origine. D'après le développement, nous serons donc amenés à conclure que *l'étamine est constituée par une lame dont la partie inférieure se différencie parallèlement à son plan en deux régions: une interne, constituant les sacs polliniques, et une externe, constituant le connectif, et dont la partie supérieure reste simple et forme l'écaille.*

Quant à l'éperon des étamines antérieures, son origine est en tout point comparable à celle des oreillettes sépalaires. Quand les sacs viennent de se différencier et que le connectif commence à perdre son caractère méristématique, il persiste, à la face externe de la base de ce connectif, un massif lenticulaire de petites cellules à gros noyau; ce massif est tout entier extérieur au faisceau libéro-ligneux où les premières trachées sont en train de se lignifier. Au moment où le pétale antérieur forme son éperon, l'activité de ce méristème reprend, et provoque la formation de l'éperon, d'abord par multiplication cellulaire, puis par élongation. Le développement nous montre donc que *l'éperon des étamines antérieures se forme de la même façon que les oreillettes des sépales par l'activité d'un massif méristématique localisé à la face externe de la base de l'organe.* Le fait que ce massif n'atteint pas le faisceau procambial explique l'absence habituelle d'appareil vasculaire dans les appendices staminaux.

PISTIL

L'anatomie de la fleur adulte nous a montré l'existence de trois carpelles, mais à aucun moment de leur développement ces trois carpelles ne sont indépendants. Le pistil tout entier se forme comme un bourrelet annulaire à bord entier qui se soulève progressivement au dessus du réceptacle floral, puis se referme peu à peu au sommet en même temps qu'il s'élargit à la base. Cependant, la trimérie apparaît de bonne heure dans ce pistil par la formation des épaisissements longitudinaux des placentas. Ceux-ci se forment de bas en haut et n'atteignent jamais le sommet du bourrelet annulaire des carpelles. Nous avons vu, en étudiant l'évolution du méristème et la différenciation procambiale dans le pistil, les caractères très spéciaux de ce développement et les conclusions que l'on

en peut tirer quant à la valeur morphologique des différentes parties du pistil. Nous ne reviendrons pas ici sur cette question.



CHAPITRE III

Comparaison morphologique et anatomique de l'appareil reproducteur et de l'appareil végétatif dans le genre « Viola »

Si l'on admet que les pièces florales sont des feuilles modifiées, l'étude des formes intermédiaires entre la feuille végétative typique et complète et les pièces florales peut être utile pour la recherche des homologues entre ces différents organes. Or, dans l'appareil végétatif d'une plante, toutes les feuilles n'ont pas la même structure ni la même forme; certaines d'entre elles, telles que les cotylédons, les premières feuilles végétatives, les premières feuilles des rameaux ou les bractées, présentent une forme et une nervation différentes; on peut donc penser trouver, parmi elles, des formes de passage aux pièces florales.

Ce mode de recherches a été assez souvent employé, soit d'un point de vue très général, en observant de nombreuses familles (VELENOVSKY 1905-1913, GLÜCK 1919, TROLL 1928 et 1939, etc.), soit pour l'étude d'une famille ou même d'une espèce déterminée, c'est le cas en particulier, pour ce qui nous intéresse ici, des études de BUGNON (1925) et de BERGDOLT (1932). Mais ces auteurs sont arrivés à des conclusions souvent divergentes et la question méritait donc d'être reprise en détail ici.

Pour cette étude, qui nécessitait l'observation d'un matériel abondant de plantes et de feuilles à des stades divers de développement, nous avons dû nous contenter des espèces indigènes de *Viola*, le matériel d'herbier ne contenant pas, en général, les formes juvéniles qui sont souvent plus spécialement intéressantes.

§ 1. — La feuille végétative des « *Viola* »

Morphologie

BERGDOLT a donné récemment une étude morphologique très complète des principales formes de feuilles chez les *Viola* indigènes et exotiques; nous ne reprendrons pas ici cette étude, nous en rappellerons simplement les principaux points. La feuille végétative de *Viola* est formée de trois lobes: un médian, généralement différencié en pétiole et limbe, et deux latéraux différenciés en stipules; la forme définitive et la taille relative de ces trois lobes peuvent être très variées; nous en retiendrons seulement deux variations importantes. La première est la soudure des trois lobes sur une longueur plus ou moins grande sans qu'il y ait de modification dans les rapports de taille des trois. C'est ce que BERGDOLT figure en particulier chez *V. pedata* et *V. chinensis* (p. 21, fig. 18 et 19) où les stipules ne sont plus distinctes que par une dent latérale du pétiole. Cette structure, qui ne se rencontre pas normalement dans nos espèces françaises, peut cependant s'y produire accidentellement, comme BERGDOLT l'a décrit et figuré pour *V. hirta* (p. 28 et 29, fig. 25 et 26). Nous n'avons pas eu l'occasion d'en rencontrer nous-même. La deuxième variation intéressante porte sur le rapport de taille des trois lobes; alors que, dans la feuille végétative moyenne, le lobe médian forme un pétiole et un limbe de grande taille, dans certaines feuilles, en particulier dans celles qui se forment à la base ou au sommet des rameaux, le rapport change par suite du moindre développement relatif du lobe médian. Cette variation est facile à observer dans nombre de nos espèces indigènes, en particulier dans le groupe de *V. tricolor*. Déjà KRAEMER (1897), dans sa planche 1, a figuré des séries de formes montrant bien ce changement de rapport; de même BERGDOLT, pour *V. Jordani* (fig. 22) ou *V. delphinantha* (fig. 16) et *V. Dubyana* (fig. 17). Enfin, ces deux variations peuvent être associées l'une à l'autre et aboutir alors à la constitution d'un organe lamelleux formé par les deux stipules bien développées, soudées plus ou moins complètement au lobe médian; celui-ci ne se distingue plus alors que par sa nervure et par une dent terminale plus ou moins développée. Cette structure a été décrite et figurée chez *V. mirabilis* par BERGDOLT et chez *V. odorata* par BUGNON. Nous l'avons retrouvée dans les premières feuilles des ramifi-

cations dans la presque totalité des espèces que nous avons observées. Cela est tout particulièrement net dans les deuxième, troisième et quatrième feuilles des *Viola* caulescentes du groupe de *V. silvestris*, où on peut rencontrer des transitions par stades très rapprochés de la feuille typique à une écaille du type figuré par BERGDOLT (fig. 20). L'interprétation de ces formes foliaires, donnée par les différents auteurs cités, est en général concordante (GLÜCK 1919, BUGNON 1929, BERGDOLT 1932, TROLL 1939). Pour tous, il est bien évident que l'on a là une série de formes homologues et que les préfeuilles à sommet plus ou moins trilobé représentent encore une feuille complète dont les différentes parties ont simplement un développement relatif différent (1). Mais un premier désaccord apparaît quand il s'agit d'interpréter les organes qui ont perdu leur trilobation primitive, c'est-à-dire généralement la ou les deux premières préfeuilles des rameaux latéraux, les deux bractéoles et les pièces florales.

Anatomie

La morphologie comparée ne pouvant, à elle seule, résoudre cette question, la plupart des auteurs qui en ont discuté ont fait appel à l'étude de la nervation. Voyons donc tout d'abord rapidement la nervation d'une feuille normale, c'est-à-dire d'une des feuilles moyennes de la tige, en excluant celles qui se trouvent au voisinage des fleurs comme celles qui sont à la base des rameaux et qui sont plus ou moins modifiées. Une des meilleures descriptions et figurations de la nervation foliaire de *Viola* a été donnée par KRAEMER (1897, Pl. III, fig. 14); mais les auteurs suivants ont laissé certains points dans l'ombre, aussi croyons-nous utile de reprendre rapidement cette description (2). L'appareil nervuraire d'une feuille végétative de *Viola* s'insère sur le cylindre central de

(1) Certains auteurs n'admettent pas l'homologie directe d'un de ces organes trilobés avec une feuille végétative. C'est le cas par exemple de FOSTER (1928 et 1936). Mais les études de ce genre ont été faites presque exclusivement sur des plantes ligneuses et ces conceptions n'ont pas été appliquées aux Violacées; nous ne les discuterons donc pas ici.

(2) Dans la plupart des espèces, nos observations ont été effectuées à la fois par l'observation directe de feuilles éclaircies au chloral-phénol de Amann, après avoir été vidées ou non par l'eau de Javel, en suivant chaque nervure au microscope, et par l'observation de coupes en séries au microtome, en particulier en ce qui concerne la base de la feuille et son insertion sur la tige.

la tige par trois faisceaux: un médian *m* et deux latéraux *p* et *p'* (fig. 5). Dans la base foliaire, c'est-à-dire dans la partie de la feuille où stipules et pétiole ne forment qu'une seule pièce, les deux faisceaux latéraux viennent se fusionner avec la nervure médiane, constituant ainsi une sorte de pont vasculaire, tout entier compris dans la base foliaire. Sur ces nervures *p* et *p'* viennent s'insérer typiquement deux systèmes de faisceaux: l'un, *s* et *s'*, se rend dans la partie libre des stipules, l'autre, *l* et *l'*, pénètre dans le pétiole. Les faisceaux stipulaires *s* et *s'* se ramifient, dès leur origine, plus ou moins abondamment selon la taille et la ramification des stipules elles-mêmes. Quand les stipules sont très développées et ramifiées, comme c'est le cas, par exemple, dans la plupart des *Viola* de la section *Melanium* (Pensées), les nervures stipulaires sont insérées indépendamment les unes des autres sur le pont *p* et *p'* de la base foliaire, mais jamais ces nervures stipulaires ne se prolongent vers le bas au-delà des nervures *p* et *p'* pour se rendre directement dans le cylindre central. Les faisceaux latéraux du pétiole, eux, ont une disposition beaucoup plus constante. Ils sont toujours simples et prennent naissance directement sur les nervures *p* et *p'*. Cependant, quand les stipules sont lobées et soudées au pétiole sur une certaine longueur, comme chez *V. tricolor* par exemple, les faisceaux *l* et *l'* peuvent donner naissance latéralement à une nervure du lobe interne des stipules. En outre, il arrive souvent, surtout chez les feuilles de grande taille telles que celles de la Pensée cultivée, que, en-dessous des faisceaux *p* et *p'*, les nervures latérales pétiolaires se poursuivent jusqu'à l'appareil vasculaire de la tige par deux petits faisceaux très grêles; dans ce cas, il y a alors cinq faisceaux foliaires s'insérant sur le cylindre central.

Du fait de cette disposition de la base foliaire, le pétiole est parcouru par trois nervures: une grosse médiane et deux petites latérales situées dans les angles de la face interne de ce pétiole; il n'y a jamais d'anastomoses entre ces trois nervures pétiolaires.

Dans les limbes entiers et de petite taille (par exemple, ceux des premières feuilles des rameaux latéraux), les nervures sont peu ramifiées et la nervation typique est facile à observer. On peut alors voir que chaque nervure latérale pétiolaire forme généralement les deux nervures latérales inférieures de chaque côté du limbe, parfois une seule. Notre figure 6 montre bien cette disposition dans la troisième feuille d'un rameau latéral de *V. silvestris*. La nervure médiane, elle, com-

mence à se ramifier à un niveau un peu supérieur, suivant le mode penné. A leur extrémité, ces nervures latérales se ramifient et contractent entre elles des anastomoses. Il est alors facile de voir que les nervures secondaires constituent au voisinage du bord du limbe des arcades (a) qui les relient les

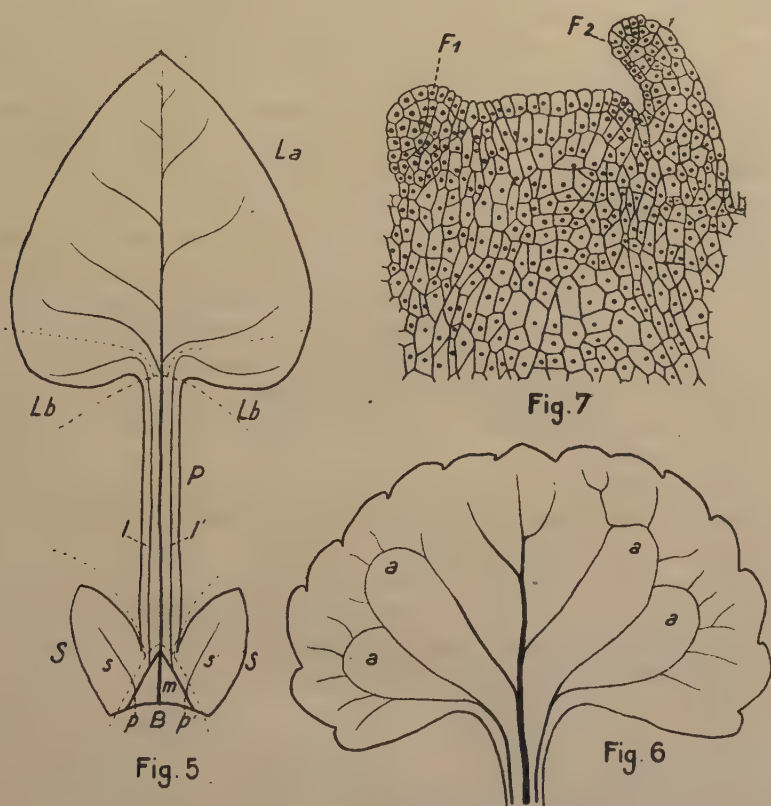


FIG. 5. — Schéma de la feuille des *Viola*: B Base foliaire. — S Stipule. — P Pétiole. — La Partie médiane du limbe. — Lb Partie latérale du limbe. — m Nervure médiane. — p, p' Pont anastomotique de la base foliaire. — s, s' Nervures stipulaires. — l, l' Nervures latérales pétio-limbaires.

FIG. 6. — Limbe de la troisième feuille d'un stolon de *Viola silvestris*: a Anastomoses distales des ramifications des nervures latérales avec celles de la nervure médiane.

FIG. 7. — Structure du sommet végétatif de *Viola silvestris*: F1 Ebauche de la dernière feuille formée. — F2 Ebauche de l'avant-dernière feuille.

unes aux autres et qui donnent naissance aux ultimes ramifications des bords du limbe. Ces arcades anastomotiques relient ainsi, par la périphérie, les trois systèmes vasculaires du limbe: le médian et les deux latéraux.

Mais il est important de noter que c'est seulement par la

périphérie que cette liaison existe et que, dans le pétiole ou dans la base du limbe, ces trois systèmes sont toujours complètement indépendants les uns des autres (1). Nous n'avons pas observé nous-mêmes d'espèces de *Viola* à feuilles découpées, mais, d'après les figures que nous en avons vues, en particulier celles de BERGDOLT et de GLÜCK, il semble que, dans ce cas, les trois systèmes soient alors complètement indépendants, les latéraux alimentant les lobes de la base du limbe, le médian innervant les lobes supérieurs.

Cette étude anatomique nous permet de diviser schématiquement la feuille de *Viola* en un certain nombre de régions caractérisées par une nervation particulière (fig. 5). Nous distinguerons ainsi :

1° La base foliaire *B*, caractérisée par l'existence du pont anastomotique;

2° Les stipules *S*, caractérisées par une ou plusieurs nervures s'insérant toutes sur le pont de la base foliaire;

3° Le pétiole *P*, caractérisé par la présence de trois nervures indépendantes: une médiane et deux latérales insérées sur le pont de la base foliaire indépendamment des nervures stipulaires;

4° Le limbe *L*, caractérisé par la ramification des nervures pétiolaires et dans lequel on peut distinguer trois régions :

a) Une région médiane supérieure *La* innervée par les ramifications du faisceau principal pétioleaire;

b) Deux régions latérales inférieures *Lb* innervées par les ramifications des faisceaux latéraux pétiolaires.

Structure du sommet végétatif

Afin, d'une part, de nous rendre compte de la valeur réelle des divisions ainsi créées sur des bases anatomiques, et d'autre part, de pouvoir comparer les stades jeunes de l'appareil végétatif avec ceux de l'appareil reproducteur, nous avons cru bon d'étudier rapidement le développement de la feuille en commençant par le stade le plus jeune, c'est-à-dire par le sommet végétatif qui lui donne naissance.

De nombreux auteurs (cf. en particulier GRÉGOIRE, 1938 et

(1) Cela n'est plus entièrement exact dans les feuilles de grande taille où, du fait du développement des nervures dans un espace restreint, il peut y avoir contact dès la base du limbe entre les systèmes latéraux et le système médian.

la bibliographie citée par cet auteur), ont décrit la structure du sommet végétatif des Phanérogames et ont cru pouvoir y distinguer trois régions: une région périphérique, le dermatogène, une région moyenne, le périblème et une région centrale, le plérome. Ces trois régions proviendraient de trois groupes superposés d'initiales, les deux premiers constituant la *tunique*, et le troisième le *corps*, selon la terminologie employée par GRÉGOIRE à la suite de SCHMIDT (1924) et BUDER (1928). Nous avons effectué un assez grand nombre de coupes longitudinales dans des sommets végétatifs de *Viola* pour chercher à y retrouver ces caractères. Dans la plupart de nos coupes, le tracé d'une limite nette entre les différentes régions était difficile sinon impossible, le méristème paraissant constitué par des cellules se divisant dans les trois directions de l'espace. Il est vrai, d'ailleurs, que ces observations sont rendues délicates par l'impossibilité d'orienter convenablement l'objet pour avoir une coupe exactement longitudinale. Cependant, dans une de nos séries intéressant le sommet végétatif de *Viola silvestris*, nous avons pu observer des aspects qui semblent rappeler ce que GRÉGOIRE, par exemple, a observé dans d'autres plantes. Dans cette coupe (fig. 7), on peut distinguer assez nettement deux régions dans le sommet végétatif. Une région externe constituée par des couches de cellules où les cloisonnements paraissent surtout anticlines, et dont l'ensemble forme un cône aplati au sommet ; une région interne, où les divisions semblent avoir lieu dans toutes les directions, et qui est emboîtée à l'intérieur de la première. La première région constituerait la tunique et la deuxième le corps. En dessous de cette zone terminale, le sommet végétatif est constitué, lui aussi, par deux régions: l'interne, se termine au corps; elle est formée de cellules relativement grandes et disposées en files divergentes et représenterait le plérome; l'externe, formée de cellules plus petites, représenterait le périblème. Nous devons noter cependant que, dans cette zone d'élongation cellulaire, il est difficile de tracer une limite nette entre ces deux régions et d'affirmer qu'elles dérivent directement, l'une du corps et l'autre de la tunique. Les recloisonnements des cellules du corps ont eu lieu, en effet, dans toutes les directions et peuvent, par conséquent, engendrer des cellules qui vont s'intégrer dans la région externe ou périblème. Quant au dermatogène, sa différenciation se fait différemment, puisque la présence des ébauches foliaires le sépare du périblème.

L'ébauche de la plus jeune feuille est située dans la région

où la tunique est encore assez distincte. Elle est constituée par de petites cellules toutes semblables, se recloisonnant dans toutes les directions et recouvertes par une assise externe prolongeant directement l'assise externe de la tunique. La deuxième feuille est insérée sur la tige au niveau de la zone d'élongation cellulaire. Son extrémité a la même structure que celle de l'ébauche précédente; mais, à sa base, les cellules commencent à s'allonger, comme celles du périblème sous-jacent. De plus, dans cette région, on peut observer quelques éléments assez bien caractérisés de tissu procambial. Celui-ci est en contact, au sommet, avec le méristème de la feuille; vers le bas, il se termine librement dans le périblème, sans atteindre la zone limite entre périblème et plérôme. Il semble donc évident que la différenciation procambiale est en rapport avec la formation des primordiums foliaires et commence au niveau de la base de l'ébauche, pour se poursuivre, à partir de là, d'une part, vers le haut, au fur et à mesure du développement de la feuille, d'autre part, vers le bas, au sein de tissus provenant directement du méristème terminal.

Développement de la feuille

Dans des coupes transversales d'un sommet de tige de *V. tricolor arvensis*, nous avons pu observer que la dernière feuille était constituée par un lobe médian de 60 μ de long; de chaque côté se trouvaient deux lobes stipulaires dont l'un atteignait une dizaine de microns de long, l'autre étant à peine individualisé. Ces trois ébauches étaient entièrement méristématiques et ne contenaient encore aucun faisceau procambial. Cette ébauche, pourtant très jeune encore, montre qu'à l'origine le lobe médian de la feuille se développe avant et plus rapidement que les lobes latéraux.

Un stade un peu plus âgé a été observé sur la Pensée cultivée (*V. tricolor hortensis*, fig. 8). Là, nous avons pu voir une ébauche foliaire dont le lobe médian avait 150 μ de long environ; les stipules avaient une longueur libre de 30 μ seulement et étaient soudées au lobe médian sur 80 μ . On voit que, dans cette feuille, la base foliaire commune aux trois lobes présente un grand développement relatif. Le cordon procambial médian est déjà assez bien différencié; en outre, dans la base foliaire, on peut voir deux cordons procambiaux très courts, situés au niveau de l'insertion de la feuille sur l'axe. Ces cordons se terminent librement vers le haut sans attein-

dre la partie libre des stipules et sans contracter non plus d'anastomose avec le cordon médian. Vers le bas, ils se terminent dans le méristème de la tige où aucun faisceau n'est encore différencié.

Dans la deuxième feuille du premier bourgeon de *V. tricolor arvensis* cité ci-dessus (fig. 9), le lobe médian, qui n'est pas encore différencié en pétiole et limbe, atteint $300\ \mu$ de long, ses lobes stipulaires ont une longueur libre d'environ $100\ \mu$ et

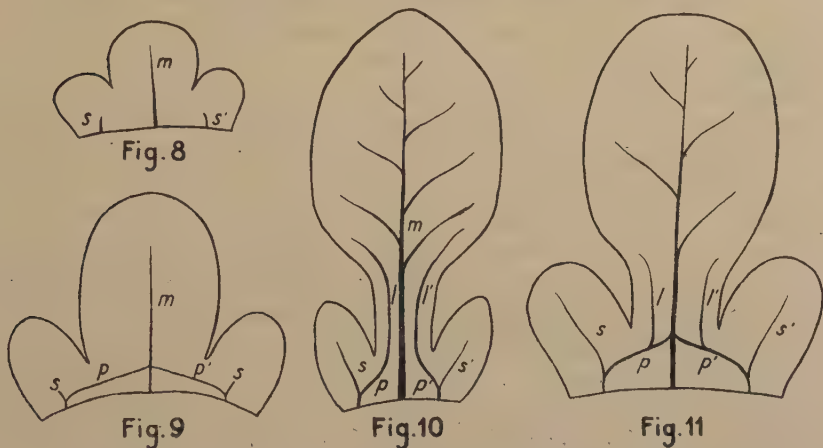


FIG. 8. — Primordium foliaire de *Viola tricolor hortensis*; à chaque lobe correspond un faisceau *m*, *s*, *s'*.

FIG. 9. — Stade un peu plus âgé où le pont *p-p'* se constitue.

FIG. 10. — Développement anormal dans une feuille de *Viola mirabilis* où les faisceaux *p*, *p'* se prolongent directement pour donner les faisceaux latéraux *l*, *l'* du lobe médian sans se relier à la nervure médiane *m*.

FIG. 11. — Ebauche d'une feuille de *Viola tricolor hortensis* où la nervation définitive est constituée.

Les Fig. 8 à 11 sont reconstituées d'après des coupes transversales en série.

sont soudés à la base au lobe médian sur $50\ \mu$. L'appareil vasculaire y est représenté déjà par des cordons procambiaux; ceux-ci présentent, dès ce stade, la disposition caractéristique de la feuille adulte, c'est-à-dire que nous y voyons, à la partie inférieure de la base foliaire, là où celle-ci est soudée à l'axe, l'anastomose *p-p'* qui relie les faisceaux stipulaires au faisceau médian. En-dessous de cette anastomose, les trois cordons procambiaux se poursuivent et pénètrent dans la tige. Le cordon procambial médian va se joindre aux faisceaux des feuilles inférieures; les deux autres deviennent peu distincts et presque semblables aux cellules avoisinantes. Vers le haut, le cordon médian se prolonge très visiblement dans le lobe

pétio-liminaire; mais, dans celui-ci, aucun cordon latéral n'est différencié encore. Dans les lobes stipulaires, on peut voir aussi des cordons procambiaux provenant de la partie basale du pont $p-p'$. Ces cordons n'ont que $20\ \mu$ de long environ au dessus du pont. Cette structure nous montre donc que le pont de base foliaire est une formation très précoce dans le développement de la feuille.

Un stade plus âgé a été trouvé dans une feuille d'un rameau latéral de *V. mirabilis* (fig. 10), dont le limbe, déjà différencié et enroulé sur ses bords, était parcouru par un faisceau ramifié à son extrémité et contenant une trachée lignifiée. Cette feuille présentait une structure un peu anormale par le fait que les cordons procambiaux p et p' , bien différenciés et provenant des lobes stipulaires, n'atteignaient pas le faisceau médian mais s'infléchissaient avant de le toucher pour donner directement les faisceaux latéraux du pétiole. L'anastomose était donc incomplète ici; mais ce fait est intéressant à noter, même s'il s'agit d'une anomalie, car il prouve que les faisceaux p et p' se différencient dans le sens acropète à partir de la base des lobes stipulaires; ils peuvent donc soit se souder au faisceau médian (fig. 11), soit se poursuivre indépendamment de chaque côté vers le haut (fig. 10). Dans ce cas, le pont complet, qui existe dans la feuille adulte, se formerait tardivement à la base du pétiole.

De ces observations, nous pouvons conclure que, dans la jeune ébauche de feuille, les trois lobes sont dès l'origine très inégaux et soudés l'un à l'autre. C'est à la base de chacun d'eux que la différenciation procambiale commence pour aller de là, d'une part, vers le bas pour constituer une partie de l'appareil vasculaire de la tige, d'autre part, vers le haut en suivant le développement de l'ébauche foliaire. Mais dans ce sens, les cordons nés sous les ébauches stipulaires se bifurquent de très bonne heure en deux branches; l'une s'infléchissant vers la nervure médiane pour constituer le pont de base foliaire, l'autre plus grêle et de développement plus tardif allant former l'appareil vasculaire propre aux stipules. Si donc, on peut considérer que les faisceaux latéraux $p-p'$ sont des faisceaux stipulaires, puisqu'ils apparaissent indépendamment sous chacun des lobes latéraux, il faut remarquer que le pont de base foliaire se forme de très bonne heure aux dépens des faisceaux stipulaires. C'est donc à juste titre que l'on peut considérer ce pont comme caractéristique de la base foliaire, tant à cause de sa constance dans le genre et de son

développement relatif par rapport aux autres éléments vasculaires, que par la précocité de sa formation.

**

Après nous être fait ainsi une idée de la disposition anatomique typique de la feuille de *Viola* et de son développement, nous avons, en premier lieu, recherché quelles étaient les variations de cette structure dans les feuilles modifiées où les différentes parties sont encore faciles à distinguer morphologiquement; c'est ensuite seulement que nous avons appliqué ces connaissances anatomiques aux organes d'interprétation douteuse, où la morphologie comparée se montre insuffisante pour l'établissement d'une interprétation complète.

§ 2. — Ecailles pérulaires et préfeuilles trilobées

On a souvent cité et décrit les préfeuilles des rameaux latéraux ou des stolons de *Viola* comme des exemples particulièrement nets de feuilles réduites et trilobées, formées par la concrescence des stipules et du lobe médian pétio-limbaire avec réduction de ce dernier. Il est en effet facile d'observer ces écailles dans presque toutes les espèces de *Viola*. *Viola mirabilis*, par exemple, est particulièrement favorable à cette observation. Outre les écailles des rameaux latéraux, cette espèce porte, en effet, à la base de la rosette des feuilles végétales, des écailles pérulaires persistantes et présentant justement cette forme trilobée intéressante. BERGDOLT a déjà figuré la nervation d'une de ces écailles, mais sa figure est petite et incomplète, aussi ne nous semble-t-il pas inutile de reprendre ici l'étude de ces organes.

La figure 12 montre la nervation d'une de ces écailles (1). On y voit tout d'abord trois nervures principales: une médiane *m* et deux latérales *p* et *p'* naissant séparément sur le cylindre central et venant se fusionner en une seule, juste à la base de la dent médiane représentant le pétio-limbe. Les nervures *p* et *p'* donnent naissance, d'une part, à des nervures

(1) Pour pouvoir observer toute la nervation de ces écailles, il est indispensable de leur faire subir un traitement d'au moins 10 heures par l'eau de Javel car leur forte coloration rousse les rend trop opaques pour qu'on puisse suivre toutes les nervures. Après ce traitement, on peut ou non éclaircir au chloral-phénol.

externes, *s*, et *s'*, ramifiées par dichotomies plus ou moins régulières, et, d'autre part, à des nervures internes *i* et *i'* peu ou pas ramifiées; ces dernières nervures descendent vers la base de l'écaïlle, mais se terminent librement au-dessus du niveau

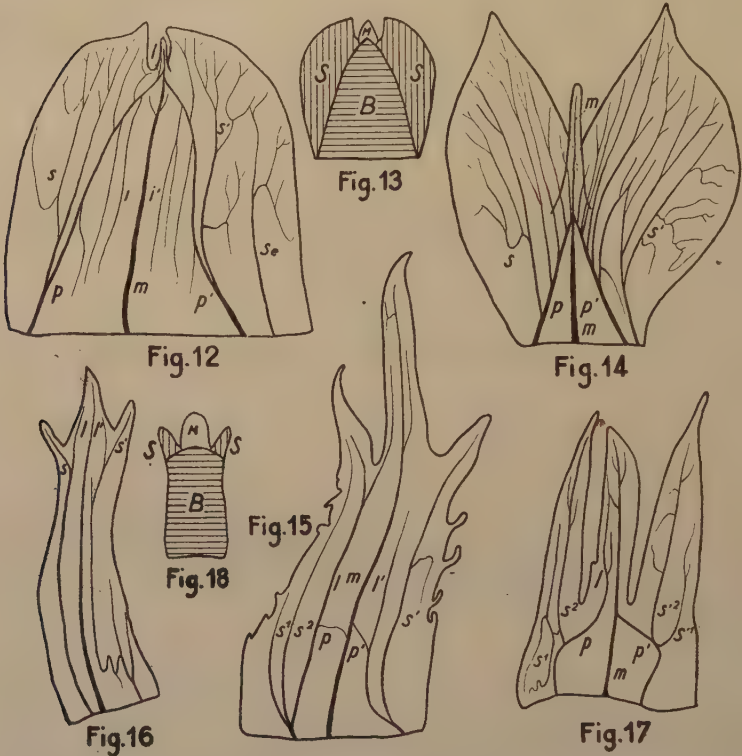


FIG. 12. — Ecaïlle pérulaire de *Viola mirabilis*.

FIG. 13. — Schéma de la constitution de l'écaïlle précédente.

FIG. 14. — Deuxième feuille d'un rameau de *Viola mirabilis*.

FIG. 15. — Troisième feuille d'un stolon de *Viola virescens*.

FIG. 16. — Troisième feuille d'un stolon de *Viola scotophylla*.

FIG. 17. — Quatrième feuille du même stolon.

FIG. 18. — Schéma de la constitution de la feuille précédente:

m Nervure médiane. — *p*, *p'* Pont anastomotique de la base foliaire. — *i*, *i'* Nervures latérales du lobe médian. — *s*, *s'*, *se*, *sl*, *s2* Nervures stipulaires. — *B* Base foliaire. — *M* Lobe médian. — *S* Lobe stipulaire.

(Fig. 12: x5; Fig. 14: x3; Fig. 15: x4; Fig. 16 et 17: x10).

d'insertion de la feuille sur la tige. Au sommet, pénètrent dans la dent médiane, d'une part, la nervure *m* et, sur un des côtés, un petit faisceau *i* né sur le sommet de *p*, peu avant sa fusion avec *m*. Sur l'un des bords, la nervure *se* semble être indépen-

dante de p' ; en fait, il est vraisemblable que ces deux nervures se fusionnent aussi, mais à un niveau plus bas qui n'est pas visible sur l'écaille elle-même. D'après la structure anatomique de la feuille typique que nous avons vue plus haut, l'interprétation de cette écaille paraît évidente. C'est ici la base foliaire qui a pris un grand développement, elle comprend tout l'espace triangulaire situé à l'intérieur des nervures p et p' . Du fait de ce développement, une innervation secondaire s'y crée par les nervures $i-i'$ issues du pont $p-p'$. Les stipules forment seulement les parties latérales de l'écaille, celles qui sont alimentées par les nervures s' et se ; enfin, le lobe médian est représenté par la partie située au-dessus de la réunion de $p-p'$ et de m , c'est-à-dire par la seule dent terminale. En somme, la constitution schématique de cette écaille est celle qui est représentée par la figure 13. C'est donc une interprétation erronée que de considérer, comme le fait BERGDOLT, que cette écaille est formée seulement par le lobe médian et les deux lobes stipulaires concrescents. Si la morphologie peut amener à cette conclusion, l'étude de la nervation montre la part prépondérante que la base foliaire prend dans la constitution de cette écaille.

C'est une disposition analogue que nous retrouvons dans la figure 14, qui représente la deuxième feuille d'un rameau latéral. Ici, le lobe médian est un peu plus grand, mais ce sont surtout les stipules qui ont pris un plus grand développement relatif, alors que la base foliaire est plus réduite, mais bien individualisée cependant.

Dans les premières feuilles des stolons de *V. scotophylla*, *V. virescens*, *V. odorata*, etc., on rencontre aussi des formes trilobées dont l'interprétation est plus ou moins aisée. La figure 15, par exemple, représente la troisième feuille d'un stolon de *V. virescens*. Ici encore, les nervures p et p' forment un pont très net qui permet de délimiter le territoire de la base foliaire. Remarquons cependant que les branches d'anastomoses avec la nervure médiane sont ici plus grêles que les branches latérales l et l' qui constituent ainsi le faisceau principal. Les stipules sont ici longuement soudées au lobe médian et ne sont libres qu'à leur extrémité supérieure. La nervure l qui se prolonge dans la dent médiane représente certainement la nervure latérale du pétiole; l' , quoique ne pénétrant pas dans la dent médiane, doit être considérée aussi comme une nervure latérale symétrique de la précédente.

La figure 17, qui se rapporte à la quatrième feuille d'un stolon de *V. scotophylla*, montre les trois lobes morphologi-

quement bien distincts; le pont de base foliaire n'est complet que d'un côté; de l'autre, il ne se réunit pas à la nervure médiane et donne directement la nervure latérale pétioleaire. Le territoire de la base foliaire ne peut plus alors être distingué anatomiquement par l'existence de ce pont, mais un autre caractère anatomique permet de fixer sa limite supérieure au moins: c'est la ramification de cette nervure latérale pétioleaire pour donner la nervure stipulaire s^2 .

Si maintenant nous observons la troisième feuille du même stolon, qui est représentée par la figure 16, nous voyons une disposition analogue. Ici, le pont de base foliaire a totalement disparu, les stipules ne sont représentées morphologiquement que par les dents latérales situées assez haut; c'est seulement à ce niveau élevé que les faisceaux stipulaires se séparent des faisceaux latéraux. Deux interprétations sont possibles ici; ou bien c'est la base foliaire qui constitue la plus grande partie de cette pièce jusqu'au niveau de la séparation des nervures allant dans les dents stipulaires, celles-ci représentant à elles seules toutes les stipules (fig. 18), ou bien la base trinervée de cette feuille résulte de la concrescence des trois lobes, la base foliaire n'y prenant pas de part. Les deux points de vue sont plausibles et le problème ne peut être résolu directement.

De l'observation de l'anatomie de ces organes trilobés, nous pouvons tirer les enseignements suivants qui nous serviront pour l'étude des organes paraissant simples morphologiquement:

1° La base foliaire peut prendre une part importante à la constitution des écailles;

2° L'exemple de *V. mirabilis* montre que la réduction progressive de la feuille se fait par atrophie du lobe médian, puis des lobes stipulaires aux dépens de la base foliaire qui, elle, s'accroît;

3° Le pont d'anastomose de la base foliaire peut ne pas exister, la nervation se réduisant alors à trois faisceaux principaux;

4° Quand il n'y a que trois faisceaux, les deux latéraux peuvent aussi bien être considérés comme des nervures stipulaires que comme les nervures latérales du pétiole, ou comme les nervures de la base foliaire.

§ 3. — Préfeuilles et bractéoles entières

Après avoir vu les variations anatomiques qui se rencontrent dans les organes où la morphologie conserve encore des traces de la forme primitive de la feuille végétative, il nous reste à étudier maintenant la valeur morphologique des organes entiers, ayant perdu toute trace de la trilobation primitive. Dans l'appareil végétatif, les bractéoles et les préfeuilles des rameaux latéraux sont souvent des pièces non trilobées.

Les figures 19 et 20 représentent les deux bractéoles d'un même pédoncule floral de *V. odorata*. La nervation de la figure 19 permet une interprétation très facile, car tous les éléments caractéristiques de la feuille végétative y sont représentés. Nous voyons à la base un pont anastomotique *p-p'* très bien individualisé quoique relativement peu développé et qui délimite la base foliaire. De ce pont anastomotique, partent de chaque côté des nervures divergentes, *s*¹, *s*², *s'*, atteignant à peine la moitié de la longueur totale de la bractéole. Ce sont indubitablement les nervures stipulaires dont elles présentent tous les caractères: insertion, infléchissement distal vers les marges de la bractéole. Plus haut, le pont donne naissance à deux autres nervures, *l* et *l'*, plus longues et se poursuivant parallèlement à la nervure médiane jusqu'à l'extrémité de la bractéole; elles représentent très vraisemblablement les nervures latérales du lobe pétio-limbaire. La nervure médiane enfin, se poursuit de bout en bout sans ramification; elle est évidemment homologue de la nervure médiane de la feuille végétative. L'interprétation de cette bractéole est donc la suivante: la base foliaire est peu développée, les lobes stipulaires sont eux-mêmes petits et la plus grande partie de la bractéole est constituée par le lobe médian pétio-limbaire avec ses trois nervures caractéristiques.

L'autre bractéole (fig. 20) présente une disposition très voisine. Ici, cependant, le pont anastomotique a disparu et on ne peut plus, de ce fait, reconnaître anatomiquement la base foliaire; les nervures stipulaires, courtes et divergentes, alimentent un territoire encore plus réduit que dans l'autre bractéole; le fait que les deux faisceaux *l* et *l'* appartiennent bien au lobe médian est confirmé par le fait que l'un d'eux (*l*) vient confluer avec la nervure médiane elle-même à la place du pont qui a disparu, l'autre (*l'*) se rend directement dans le cylindre central, mais présente à la base une inflexion vers la

nervure médiane qui traduit sans doute la même affinité. Ici encore, par conséquent, la bractéole est constituée par les trois lobes de la feuille, mais c'est le lobe médian qui, de beaucoup, est le plus développé, les stipulaires et la base foliaire ne jouant qu'un rôle subordonné.

La nervation de cette bractéole nous montre, en outre, que, lorsqu'il y a réduction de l'appareil vasculaire, celle-ci peut porter d'abord sur le pont de base foliaire avant d'atteindre les nervures médiane, latérales et stipulaires. On peut donc admettre que les éléments fondamentaux de la nervation foliaire pourraient être les nervures parallèles qui persistent seules ici; le pont ne serait alors qu'une formation accessoire se formant secondairement quand les nervures parallèles, et en particulier la nervure médiane, sont très développées.

Nous retrouvons les mêmes proportions des parties dans les bractéoles de *V. tricolor*, var. *arvensis* (fig. 21). Ici c'est la morphologie qui permet de distinguer au premier coup d'œil deux lobes latéraux stipulaires *s* et *s'* petits et ramifiés et un lobe médian *m* entier. L'anatomie ne peut rien nous apprendre ici, car ces bractéoles très petites n'ont aucun appareil vasculaire. Pour cette dernière espèce, notre observation confirme donc l'interprétation de GLÜCK (1919, p. 308), mais nous ne suivrons pas cet auteur quand il admet que, dans les bractéoles entières, le lobe médian a disparu et que seuls persistent les lobes stipulaires soudés l'un à l'autre. La nervation de la bractéole de la figure 19, l'existence en particulier d'une nervure médiane prépondérante, prouvent surabondamment la présence de ce lobe médian dans les bractéoles.

Nous n'admettons pas non plus l'interprétation de BUGNON (1925, I), selon laquelle la bractéole est un phyllode de base foliaire. L'existence du pont de base foliaire tout-à-fait à la base de notre bractéole de *V. odorata* (fig. 19), les lobes latéraux stipulaires insérés très bas dans la bractéole de *V. tricolor*, montrent bien que la base foliaire ne prend qu'une part très réduite à la constitution de la bractéole. Quand il y a trilobation, comme chez *V. tricolor*, celle-ci est basale et non terminale comme c'est le cas dans les écailles où la base foliaire joue un rôle prépondérant. Pour admettre l'interprétation de BUGNON, dans le cas particulier des bractéoles de *V. odorata*, il faudrait admettre que *l* et *l'* représentent des nervures stipulaires et non des nervures latérales du lobe médian, c'est-à-dire admettre la disparition complète de ces dernières; or, nous n'avons constaté cette disparition que lorsque la partie supérieure de la nervure médiane elle-même est très peu déve-

loppée dans un lobe pétio-limbairé lui-même très réduit (cf. fig. 12), ce qui n'est pas le cas ici. En outre, le fait que ces nervures peuvent, comme sur la figure 20, dépendre directement de la nervure médiane, les éloigne encore des nervures stipulaires, toujours indépendantes du lobe médian.

Considérons maintenant les préfeuilles entières que l'on rencontre à la base des rameaux latéraux de la plupart des *Viola*. La figure 22 montre une préfeuille de *V. mirabilis*, espèce dans laquelle ces organes présentent en général une nervation abondante. On y voit que la nervure médiane *m* est de beaucoup la plus forte et que la presque totalité de l'appareil vasculaire de la préfeuille s'y rattache. De chaque côté de la nervure médiane, on peut voir deux nervures latérales *s* et *s'*, très grêles et insérées directement sur le cylindre central de la tige, elles représentent sans doute les nervures stipulaires et n'alimentent qu'un très petit territoire situé latéralement à la base de la préfeuille. Le pont anastomotique de la base foliaire n'a peut-être pas complètement disparu ici, car on pourrait considérer comme tel les premières ramifications de la nervure médiane qui sont réfléchies vers le bas. Si l'on considère que le pont est un des éléments fondamentaux de la nervation de la feuille typique, on sera amené à admettre que ces faisceaux réfléchis *x* et *x'*, dépendant uniquement de la nervure médiane et ne contractant aucun lien avec les nervures stipulaires, appartiennent au lobe médian, ainsi que les nervures *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, qui s'y rattachent. Mais si, au contraire, on donne la valeur principale aux nervures longitudinales de la feuille, on pourra considérer comme nervures latérales les faisceaux *b* et *c*, et comme nervures stipulaires les faisceaux *a*, *d* et *e* qui dépendent des faisceaux réfléchis *x* et *x'*; ceux-ci ne représenteraient qu'une anastomose partielle, secondairement formée entre les nervures stipulaires, latérales et médianes. Dans les deux hypothèses, la préfeuille est constituée par les trois lobes fondamentaux, mais ces trois lobes ont une importance relative différente selon le point de vue adopté. Dans la première hypothèse, la préfeuille serait constituée presque uniquement par le lobe médian; les lobes stipulaires ne formeraient que de minces bandes latérales à la base de cet organe; la base foliaire serait elle aussi très réduite ou nulle, sans qu'il soit possible d'ailleurs de préciser sa limite. Dans la deuxième hypothèse, la base foliaire et les lobes stipulaires prendraient une part importante à la constitution de cette pièce, la première étant reconnaissable par l'existence d'un pont incomplet *x-x'*, les



Fig. 19



Fig 20

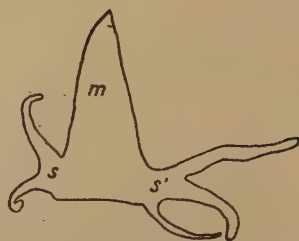


Fig. 21

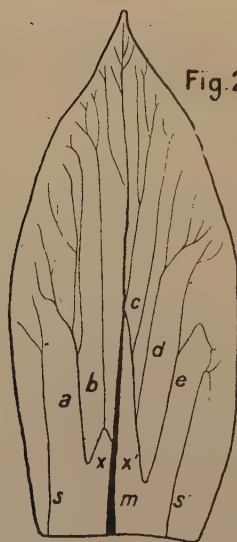


Fig. 22



Fig. 23



Fig. 24



Fig. 25

FIG. 19 et FIG. 20. — Deux bractéoles d'un même pédoncule de *Viola odorata*.

FIG. 21. — Bractéole de Pensée (*Viola tricolor hortensis*).

FIG. 22 et FIG. 23. — Premières feuilles de rameaux de *Viola mirabilis*.

FIG. 24. — Deuxième feuille de *Viola virescens*.

FIG. 25. — Première feuille du même stolon de *Viola virescens*.

Mêmes légendes que pour les fig. 12 à 18. a, b, c, d, e, x, x': voir le texte.

(Fig. 19 à 21, 24 et 25: x16; Fig. 22: x6; Fig. 23: x4).

seconds étant constitués par la région innervée par les faisceaux *s*, *s'*, *a*, *d* et *e*.

Notre figure 23 montre une autre préfeuille de la même espèce. Dans celle-ci les nervures stipulaires ont peut-être entièrement disparu et toute la préfeuille serait alors alimentée par la seule nervure médiane abondamment ramifiée. Toutefois, il n'est pas impossible que le faisceau latéral *a* soit un faisceau stipulaire malgré qu'il se termine librement vers le bas sans atteindre la tige. Dans tous les cas, la totalité ou la plus grande partie de l'appareil vasculaire de la préfeuille est constitué par celui du lobe médian. La ramification de cette nervure médiane commençant très bas nous conduit à admettre que la base foliaire, où cette nervure n'est jamais ramifiée, ne prend qu'une part infime à la constitution de cette pièce. Il est bien évident qu'ici, l'interprétation de GLÜCK, selon laquelle il y aurait là deux stipules soudées, ne saurait être admise, avec cette unique nervure médiane. Celle de BUGNON, selon laquelle cette pièce serait constituée par la base foliaire, ne cadre pas mieux avec les faits, en particulier avec la ramification abondante de la nervure médiane. Nous avons vu, en effet, que, quand la base est très développée, elle est parcourue par des nervures reliées au pont (cf., fig. 12) et non par des ramifications de la nervure médiane.

Si nous abordons maintenant l'étude des espèces où les préfeuilles sont de taille beaucoup plus réduite, nous y trouverons une nervation se simplifiant de plus en plus. Ce sera le cas, par exemple, de la deuxième préfeuille de *Viola virescens*, figurée en 24. La nervation très simple comprend une nervure médiane *m* ramifiée au sommet et une seule nervure latérale *x* reliée à sa partie supérieure à la nervure médiane.

Comme dans les préfeuilles précédentes, cette nervure peut être considérée, soit comme un rudiment du pont de base foliaire, soit comme un faisceau latéral ou stipulaire, relié secondairement par son sommet à la nervure médiane. Les différentes parties constitutives de cette préfeuille ne peuvent donc plus être distinguées par leurs nervures, et c'est seulement par analogie que l'on pourra lui appliquer les mêmes interprétations qu'aux précédentes.

Enfin, le cas de réduction maximum est représenté par la première préfeuille de ce même stolon (fig. 25), parcourue par une seule nervure médiane non ramifiée. Ici encore, la nervation ne peut rien nous apprendre et ce n'est que par la comparaison avec les pièces précédentes, que nous pourrions la

considérer comme un protophyllode, sans qu'il soit possible de préciser les limites des différentes régions.

De cette étude des pièces entières de l'appareil végétatif que pourrons-nous conclure? Tout d'abord, que le lobe médian joue un rôle important et parfois très prépondérant dans la constitution de ces organes. Ensuite que les lobes stipulaires, au contraire, sont toujours réduits et qu'ils restent soudés, à la base, au lobe médian, ne s'en séparant qu'exceptionnellement (bractéoles de *V. tricolor*). Enfin, que la base foliaire peut prendre un développement très variable, mais tendant néanmoins à se réduire de plus en plus en même temps que l'organe entier se réduit.

Nous remarquerons enfin, que l'anatomie des feuilles réduites comprend cinq faisceaux fondamentaux: un médian toujours présent, deux stipulaires pouvant être indépendants ou reliés au pont de la base foliaire, et deux faisceaux latéraux du lobe pétio-limbaire dont les connexions sont fort variables, soit qu'ils prennent naissance sur le pont de base foliaire, soit qu'ils se relient à l'appareil vasculaire stipulaire, soit qu'ils dépendent de la nervure médiane.

§ 4. — Cotylédons

Le cotylédon de *Viola* est morphologiquement assez différent des feuilles végétatives pour que son interprétation ne soit pas directement évidente. C'est pourquoi nous l'envisageons ici, après avoir étudié les principales formes foliaires des *Viola*, pour tenter de rapprocher le cotylédon de l'une ou l'autre des feuilles modifiées que nous avons décrites.

Les cotylédons de *Viola* n'ont jamais de stipules, mais présentent un pétiole et un limbe bien distincts. Si l'on observe la nervation de cet organe (fig. 26), comme nous l'avons fait pour *V. alpestris*, on constate que la base du pétiole est parcourue par une seule nervure médiane qui forme une trace foliaire simple à son insertion sur l'appareil vasculaire de l'axe; au sommet du pétiole, cette nervure médiane paraît se ramifier en donnant deux petites nervures latérales qui vont rapidement s'épanouir dans la partie inférieure du limbe. Le niveau où s'opère cette ramification est très variable: c'est le plus souvent au voisinage de la base du limbe, parfois plus bas, mais nous ne l'avons jamais observée en-dessous du milieu du pétiole.

Deux interprétations paraissent possibles pour ce cotylédon, selon la valeur que l'on attribue aux nervures basales du limbe cotylédonaire. La première, celle qui est la plus couramment admise sur la seule observation de la forme, est que le limbe et le pétiole cotylédonaire sont homologues du limbe et du pétiole de la feuille végétative; les lobes stipulaires n'existeraient pas alors, et les nervures latérales de la base du limbe seraient, soit les premières ramifications de la nervure

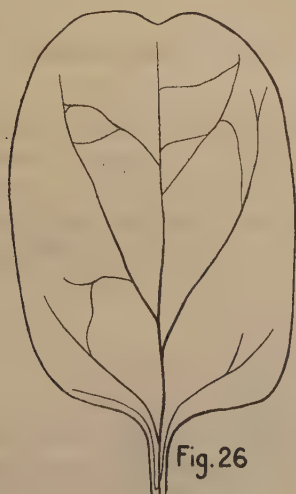


FIG. 26. — Cotylédon de *Viola alpestris*.

médiane, soit les nervures latérales du lobe pétio-limbairé soudées ici à la nervure médiane.

La deuxième interprétation consisterait à considérer les nervures latérales du limbe cotylédonaire comme des faisceaux stipulaires. Le cotylédon serait alors un phyllode de base foliaire; son pétiole ne serait donc pas homologue à celui de la feuille végétative, mais constituerait un podode analogue à ce que BUGNON, par exemple, a signalé dans les cotylédons de *Mercurialis annua* ou de *Crataegus monogyna*.

Il est difficile de choisir entre ces deux interprétations, car il n'existe pas de formes progressives de transition entre le cotylédon et la feuille végétative, la troisième feuille d'une germination étant construite sur le type de la feuille végétative normale. Nous avons vu, d'autre part, que, dans les préfeuilles et bractéoles décrites ci-dessus, de grandes variations pouvaient se rencontrer dans les rapports des différentes ner-

vures fondamentales de la feuille. Cependant, nous n'avons jamais rencontré de soudure directe des faisceaux stipulaires et de la nervure médiane qui pourraient confirmer la deuxième hypothèse, alors que l'on peut observer la soudure des nervures latérales à la nervure médiane. Il semble donc que la première interprétation, admettant que tout le limbe et le pétiole cotylédonaire sont constitués par le lobe médian de la feuille, soit mieux en accord avec ce que nous avons vu précédemment.

§ 5. — Pièces florales

Après avoir vu les variations de la disposition nervuraire dans les différentes feuilles végétatives, essayons maintenant de comparer ces nervations à celles des pièces florales. Nous étudierons tout d'abord les pétales dont les nervures nombreuses permettent une comparaison plus aisée que pour les autres pièces florales.

PÉTALES POSTÉRIEURS

Notre figure 27 représente un pétale postérieur de *Viola odorata*. Ce pétale est parcouru par trois nervures fondamentales, simples et complètement séparées à la base, ramifiées et anastomosées au sommet. La nervure médiane est évidemment homologue de celle des feuilles végétatives, mais les latérales sont d'interprétation plus douteuse. Selon l'opinion de BUGNON, il s'agirait là de deux nervures stipulaires, selon GLÜCK, ces deux nervures latérales seraient homologues des nervures latérales du limbe. L'hypothèse de BUGNON est basée, d'une part, sur l'indépendance des trois nervures au niveau de leur insertion, d'autre part, sur la transformation tératologique des pétales en pièces trilobées. Nous examinerons ce dernier point par la suite; quant au premier point, notons simplement ici que, si les nervures stipulaires sont assez fréquemment indépendantes de la nervure médiane (cf., fig. 22), il arrive que les nervures latérales du limbe le soient aussi (cf., fig. 20). L'opinion de GLÜCK est fondée, au contraire de celle de BUGNON, sur la disposition des nervures à leur partie distale. Les anses d'anastomoses, qui existent entre les nervures latérales et les ramifications de la nervure médiane dans le limbe, sont homologues, selon GLÜCK, aux anasto-

moses existant dans la partie élargie du pétale, entre les faisceaux latéraux et le faisceau médian. Il suffira de comparer nos figures 6 et 27 pour y retrouver, en effet, une analogie assez étroite, les anastomoses *a* présentant une disposition tout à fait semblable, à peine modifiée par l'allongement plus grand dans le limbe du pétale que dans celui de la feuille. Remarquons d'ailleurs que, dans les différentes feuilles de l'appareil végétatif que nous avons observées, les ramifications terminales des nervures stipulaires avaient toujours une tendance à s'écarter de la ligne médiane et ne se reliaient jamais étroitement avec les ramifications de la nervure médiane; au contraire, les ramifications des nervures latérales du limbe, quand elles existent, présentent souvent de telles anastomoses (cf., fig. 6). Toutefois, nous rencontrons aussi de telles anastomoses entre les différentes nervures des lobes stipulaires, quand ceux-ci sont très développés (cf., fig. 12). Selon l'interprétation de GLÜCK, par conséquent, le pétale de *Viola* est constitué uniquement par le limbe, sans que les stipules prennent part à sa constitution. Mais nous avons vu, en étudiant les bractées que l'absence de faisceaux stipulaires ne peut suffire pour nier l'existence des lobes stipulaires. Une troisième hypothèse enfin pourrait être avancée, c'est que les nervures *l* et *l'*, représentent ici les deux branches du pont de base foliaire, les nervures latérales de ces branches seraient alors les nervures stipulaires. Cette interprétation, qui se rapproche de celle de BUGNON, semble assez vraisemblable si on compare la figure 27 à la figure 19, par exemple; dans cette dernière, les nervures du pont s'infléchissent vers la base de la feuille avant de s'insérer sur la nervure médiane, comme le font les nervures *a* du pétale. Cette hypothèse se heurte cependant au fait que la nervure médiane est ramifiée en-dessous de cette anastomose; or nous n'avons rencontré qu'exceptionnellement dans l'appareil végétatif de telles ramifications, et elles étaient réduites (fig. 12). La seule observation des nervures de ce pétale ne permet donc pas de choisir de façon définitive entre ces différentes hypothèses. Les figures 31 à 33 résument les différentes interprétations possibles: le pétale peut être constitué, soit par le seul lobe médian (fig. 31), soit par le lobe médian et les lobes stipulaires plus ou moins développés (fig. 32), soit par le lobe médian, les lobes stipulaires et la base foliaire (fig. 33).

PÉTALES LATÉRAUX

Les pétales latéraux de *Viola* présentent beaucoup d'analogies avec les pétales postérieurs; ils comprennent comme eux trois systèmes de nervures, ramifiées en dichotomie plus ou moins régulière, et anastomosées. Mais en outre, la plupart

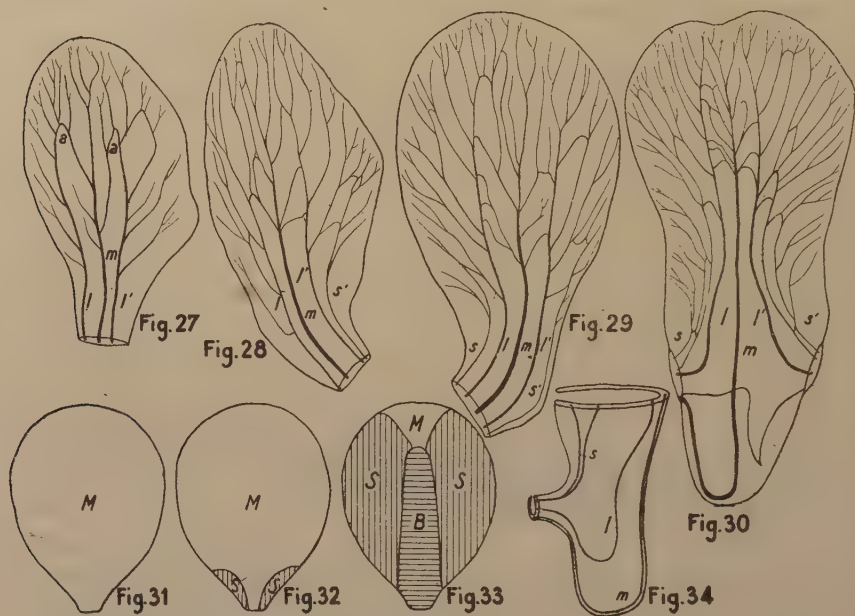


FIG. 27. — Pétale postérieur de *Viola odorata*.
 FIG. 28. — Pétale latéral de *Viola odorata*.
 FIG. 29. — Pétale latéral de *Viola hirta*.
 FIG. 30. — Pétale antérieur de *Viola hirta*.
 FIG. 31, FIG. 32, FIG. 33. — Schémas des interprétations des pétales (voir le texte).
 FIG. 34. — Nervation de l'éperon de *Viola alba*.
 Mêmes légendes que dans les figures 12 à 18.
 (Fig. 27 à 30: x5).

vures peu ramifiées situées à l'extérieur des nervures latérales d'entre eux présentent latéralement une ou deux petites nervures principales. La figure 28, qui se rapporte à *V. odorata*, montre cette petite nervure latérale *s'* développée seulement sur le bord antérieur du pétale latéral. La figure 29, tracée d'après un pétale latéral de *V. hirta*, montre une telle nervure de chaque côté du pétale (*s* et *s'*). A leur extrémité, ces nervures sont ramifiées, surtout extérieurement; elles ne contractent

que peu d'anastomoses avec le système vasculaire principal. A leur base, elles restent indépendantes des autres nervures du pétale, et ne se soudent que dans le réceptacle aux nervures latérales *l* et *l'* du même pétale.

Comment interpréter ces faisceaux? Si nous admettons que les trois nervures principales représentent les trois nervures du lobe médian, ces petits faisceaux doivent être considérés comme des nervures stipulaires. Leur plus faible développement, leur indépendance presque complète vis-à-vis du système vasculaire principal, leur connexion basale, les rapprochent beaucoup des nervures stipulaires des feuilles normales. Il manquerait seulement ici, au schéma de la feuille normale, le pont de base foliaire reliant les nervures stipulaires à la nervure médiane.

Si, au contraire, nous admettons que les nervures latérales *l* et *l'* du pétale postérieur représentent le pont de la base foliaire, nous sommes amenés alors à conclure que ces nervures externes des pétales latéraux ne sont que des ramifications de ces faisceaux, qui s'en seraient séparées plus tôt que les nervures stipulaires principales. Par conséquent, seules les deux interprétations schématisées dans les figures 32 et 33 peuvent s'appliquer au pétale latéral; ou bien c'est un lobe principal avec une ou deux stipules alimentées par des nervures petites mais présentes, ou bien c'est une base foliaire avec deux régions stipulaires bien développées et abondamment innervées et terminée par un lobe médian réduit.

PÉTALE ANTÉRIEUR

La figure 30 montre un pétale antérieur de *V. hirta*. Il est très facile d'y reconnaître une nervation qui est tout à fait du même type que celle du pétale latéral de la même espèce. On peut y noter simplement un moindre développement des ramifications terminales du faisceau médian *m* et des deux faisceaux latéraux principaux *l* et *l'*. Au contraire, les faisceaux latéraux extrêmes *s* et *s'* sont plus développés et plus ramifiés, dès la base même, puisque ces nervures sont déjà dédoublées au niveau de l'insertion du pétale. Ce système vasculaire latéral innerve ainsi une plus grande surface du pétale. Il est bien évident qu'il ne s'agit ici que de variations de proportions, et non de nature, et que les mêmes interprétations peuvent être données ici au pétale antérieur et aux pétales latéraux. La comparaison des nervations des différents

pétales nous amène ainsi à rejeter pour le pétale postérieur l'interprétation de GLÜCK. Même quand les nervures stipulaires n'existent pas, on doit considérer comme appartenant aux stipules, au moins la région latéro-inférieure du pétale.

Il nous faut maintenant reprendre la question de l'éperon. Nous avons vu que BUGNON en avait donné une interprétation foliaire en le considérant comme homologue du pétiole. Il se base justement sur le fait que les nervures latérales, qu'il considère toutes comme étant stipulaires, ne pénètrent pas dans cet éperon; celui-ci est ainsi supra-stipulaire, exactement comme un pétiole véritable. Cela est le cas, en effet, pour *V. odorata* et *V. hirta*, mais il n'en est pas de même chez toutes les *Viola*. En particulier, chez *V. alba* ou *V. silvestris*, comme nous l'avons vu au chapitre premier, les nervures latérales internes pénètrent dans l'éperon et y atteignent un niveau plus ou moins bas en se courbant en U dans les faces latérales de l'éperon (fig. 34). Cette structure n'est pas directement explicable par l'hypothèse de BUGNON; elle n'a, au contraire, rien de surprenant si nous interprétons les nervures latérales internes non pas comme des nervures stipulaires, mais comme les nervures latérales pétio-limbaires. Il est alors tout à fait normal qu'elles subissent une courbure analogue à celle de la nervure principale elle-même, et prennent part, de ce fait, à la constitution de l'organe homologue du pétiole. Mais si nous admettons que les trois nervures principales sont celles de la base foliaire, l'éperon serait alors formé par une zone d'élongation de cette base, et n'aurait plus d'homologue dans la feuille végétative. Il constituerait alors un organe « sui generis », comme le veut GLÜCK. Mais nous avons déjà montré, au chapitre premier, qu'il était difficile d'homologuer le pétiole et l'éperon, et comment de faibles variations dans l'étendue ou la position de la zone de croissance intercalaire pouvaient amener de grandes modifications de la constitution morphologique finale. Les figures 35 et 36 montrent la position de la zone de croissance dans le cas de *V. odorata* (fig. 35) et dans le cas de *V. alba* (fig. 36), par exemple.

SÉPALES

La nervation des sépales de *Viola* montre beaucoup d'analogie avec celle des pétales. Notre figure 38 montre un sépale antérieur de *V. odorata*. On y voit que celui-ci est parcouru par trois faisceaux principaux: un médian rectiligne à la base,

faiblement ramifié seulement au sommet, et deux latéraux qui sont courbés en U dans l'épaisseur de l'oreillette du sépale. Chacune de ces deux nervures porte trois ramifications essentielles, la première, à la courbe inférieure de l'U, est constituée par de fines nervures richement ramifiées et anastomosées, qui alimentent le parenchyme de l'appendice; la deuxième est constituée par une nervure latérale externe qui quitte chaque faisceau principal sur sa branche ascendante, à peu près au niveau de l'insertion, et vient longer le bord du sépale; la troisième enfin est représentée par de petites nervures terminales qui contractent des anastomoses avec les ramifications terminales de la nervure médiane.

En somme, nous avons là une nervation très voisine de celle d'un pétale postérieur de *Viola*. La différence porte essentiellement sur la plus faible ramification des nervures médiane et latérales. Les mêmes interprétations peuvent donc s'appliquer ici: ou bien il s'agit d'une base foliaire hypertrophiée comme l'admet BUGNON, ou bien l'appareil vasculaire du sépale

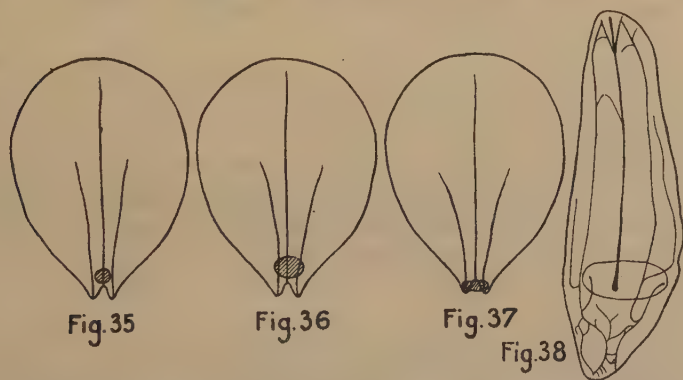


FIG. 35, FIG. 36, FIG. 37. — Différentes positions de la zone d'élongation à la base des ébauches sépalaires ou pétales (voir le texte).

FIG. 38. — Sépale atérieur de *Viola odorata*.

est constitué par celui du lobe médian seul et les nervures latérales sépalaires sont homologues des nervures latérales pétio-limbaires et non des nervures stipulaires. Quant aux nervures latérales externes, on peut, dans le premier cas, les considérer comme des nervures stipulaires insérées, comme cela est normal, sur la base du pont anastomotique; dans la deuxième hypothèse, elles représenteraient seulement les premières nervures latérales du limbe.

Il reste enfin à résoudre la question de la valeur morpholo-

gique de l'appendice basal. Pour GERBAULT ou BERGDÖLT, cet appendice est l'homologue de l'éperon du pétale antérieur, pour BUGNON, au contraire, l'appendice des sépales, qui se trouve en dessous des stipules et qui n'est pas parcouru par la nervure médiane, a une valeur différente et représente une simple expansion de la base foliaire. Mais nos observations ont montré que l'appendice sépalaire est parcouru par les deux nervures latérales courbées en U, et que, d'autre part, les deux nervures latérales du pétale antérieur peuvent présenter aussi cette même disposition. Il ne saurait donc s'agir ici d'une simple peltation, car on ne rencontre jamais, dans une feuille peltée, cette courbure des faisceaux; nous considérons donc que l'appendice sépalaire est un organe constitué de la même façon que l'éperon, par une croissance intercalaire basale. La différence entre les deux organes vient de ce que la zone de croissance est située plus bas dans le sépale que dans le pétale et que, dans la région médiane, elle est localisée à la face externe de la base foliaire; de ce fait, elle n'intéresse pas la nervure médiane elle-même, mais seulement le parenchyme situé en-dessous d'elle et les nervures latérales (fig. 37). Le fait que l'appendice basal des sépales est plein, alors que l'éperon pétalement est creux, prouve simplement que la zone d'élongation intéresse toute l'épaisseur du pétale, alors que dans le sépale elle n'intéresse que sa partie externe. En résumé, *pétales et sépales sont pour nous des organes homologues et l'éperon du pétale antérieur a une origine analogue à celle de l'appendice des sépales.*

ETAMINES

Chez *Viola*, comme d'ailleurs chez toutes les Violacées, l'étamine est parcourue par une seule nervure médiane, évidemment homologue de la nervure médiane des sépales ou des pétales. Jamais on n'y rencontre, dans les fleurs normales, de faisceaux latéraux. La seule anatomie comparée ne peut donc donner aucun renseignement sur le rôle des stipules dans les étamines; l'interprétation de BUGNON, basée sur des analogies morphologiques et surtout sur la tératologie, sera discutée par ailleurs.

L'éperon des étamines antérieures est très généralement considéré comme homologue de l'éperon du pétale malgré sa structure très différente due, en particulier, à l'absence presque constante d'appareil vasculaire et au fait que cet organe

est plein. Pour nous, l'organe floral qui se rapproche le plus de l'éperon staminal est l'appendice des sépales; tous deux, en effet, sont pleins et parenchymateux; l'appareil vasculaire qui y existe parfois (cf., *V. alba*, chapitre premier) y est représenté par des nervures grêles et discontinues, lâchement reliées à la nervure principale. Or nous avons vu que, dans l'oreillette des sépales, on trouve des nervures très petites, irrégulières et ramifiées, reliées aux nervures latérales; cet appareil vasculaire, faible et secondairement relié à l'appareil principal, est très semblable à celui que l'on rencontre dans les étamines de *V. alba*. Ici encore, l'éperon staminal est par conséquent le résultat d'une élongation basale et externe comme l'oreillette sépalaire. Nous avons d'ailleurs vu, au chapitre II, que les deux organes se formaient de la même façon.

CARPELLES

La nervation du pistil est très profondément différente de celle des autres pièces florales ou des feuilles végétatives. Aussi la seule anatomie comparée est-elle impuissante à établir des homologies précises, ce qui explique le nombre des interprétations émises pour cette partie de la fleur. Nous ferons seulement à ce sujet quelques remarques.

L'hypothèse de BUGNON, d'une seule feuille carpellaire, qui, comme nous l'avons vu, s'accorde difficilement avec l'anatomie comparée de la fleur chez les Violacées, ne trouve pas non plus, dans la comparaison avec la feuille, de preuve évidente. En effet, nous avons bien observé, dans certaines feuilles modifiées, des nervures stipulaires sensiblement égales à la nervure médiane (cf., par exemple, fig. 15), mais, dans ce cas, la trilobation persiste encore au sommet, alors qu'elle n'existe pas dans le pistil tel que l'interprète BUGNON. Par contre, dans toutes les pièces entières que nous avons observées, les nervures stipulaires sont bien plus réduites que la nervure médiane. On doit reconnaître cependant que, étant données les variations considérables que nous avons rencontrées dans le développement relatif des différentes parties de la feuille, cet argument serait insuffisant pour nous faire repousser cette hypothèse.

On pourrait aussi penser, dans le même esprit, à interpréter l'ensemble du pistil comme un phyllode provenant d'une base foliaire unique, puisque la base foliaire peut présenter trois faisceaux subégaux, comme nous l'avons vu, par exem-

ple, dans l'écaille de *V. mirabilis* (fig. 12); mais ces faisceaux devraient alors, en général, s'unir au sommet de l'ovaire, ce qui n'est pas; de plus, la ramification basale des nervures médianes carpellaires est très différente de celle des faisceaux de la base foliaire; enfin, cette hypothèse permettrait mal de comprendre la nature des placentas formés au sein d'une lame entière, dans une région parenchymateuse.

Si nous rejetons donc l'hypothèse de BUGNON d'une seule feuille carpellaire, nous essaierons de comparer chacun des carpelles à une feuille. Nous avons vu que la nervation typique du carpelle de *Viola* comprend trois faisceaux: un médian et deux latéraux issus de celui-ci à la base. On ne saurait interpréter ces faisceaux latéraux comme des faisceaux stipulaires, car nous n'avons jamais rencontré, dans les feuilles plus ou moins modifiées que nous avons étudiées, de nervures stipulaires issues de la nervure médiane; les nervures latérales carpellaires sont donc de simples ramifications de la nervure médiane. Il en est de même dans les cas où la nervure médiane n'existe qu'à la base de l'ovaire, comme dans les carpelles latéraux de *V. tricolor*, et où persistent seuls les deux faisceaux latéraux issus d'une dichotomie du faisceau médian. Nous pouvons donc dire que le carpelle, comme l'étamine, ne reçoit qu'une nervure médiane; on ne peut donc y reconnaître anatomiquement que le lobe médian.

Nous envisagerons enfin, pour terminer, quelles comparaisons on peut tenter d'établir entre les placentas et l'appareil végétatif. Deux interprétations sont en présence; celle de SAUNDERS: chaque placenta représente une feuille, et celle de VAN TIEGHEM: chaque placenta est le bord d'une feuille. Nous avons vu que, du point de vue anatomique, les placentas des *Viola* réunissent leur appareil vasculaire en un plexus sous-ovarien relié plus bas aux traces carpellaires et florales. Dans aucune région de l'appareil végétatif, on ne trouve de plexus semblable et, par conséquent, les homologues sont difficiles à établir. Mais il faut remarquer que les feuilles carpellaires étant verticillées et terminales, leur appareil vasculaire est très condensé au niveau de son insertion; comme, d'autre part, les placentas reçoivent une très grande quantité de sève, les faisceaux conducteurs y sont très gros.

Si, suivant l'hypothèse classique, on admet que les placenta terminales, il faut noter qu'il n'existe aucune feuille où l'on rencontre des connexions vasculaires analogues. On sera alors amené à considérer le plexus comme une néo-formation. ce

qui n'est d'ailleurs pas absurde, étant donné le rôle si spécial qui serait joué par ces feuilles placentaires.

Si, suivant l'hypothèse classique, on admet que les placentas sont les marges des feuilles, deux points de vue se présentent à nouveau. Ou bien ce sont les marges du lobe médian de la feuille qui sont soudées, et dans lesquelles se développe un faisceau sans holomogue avec aucun faisceau foliaire; le plexus serait, ici encore, une néo-formation. Ou bien ces faisceaux placentaires représentent les faisceaux latéraux de la feuille complète, c'est-à-dire les faisceaux stipulaires. Le plexus serait alors le système vasculaire établissant la jonction des faisceaux stipulaires avec les faisceaux médians; il serait alors l'homologue du pont anastomotique de base foliaire que nous avons rencontré à la base de la plupart des feuilles de l'appareil végétatif; le groupement des ponts des trois feuilles sous forme de plexus pourrait alors être considéré comme la conséquence du fait que les trois feuilles carpellaires sont verticillées et terminales, l'appareil vasculaire axial étant supprimé ici.

La comparaison du pistil avec d'autres feuilles des appareils végétatif ou floral ne permet donc pas d'aboutir à une conclusion certaine. Mais nous avons vu que les arguments tératologiques ont été souvent employés à ce sujet. Nous reprendrons donc cette question au chapitre consacré à la tératologie.

CHAPITRE IV

Tératologie

La découverte de fleurs anormales nécessitant l'observation d'un très grand nombre d'échantillons, c'est, ici encore, les seules espèces indigènes du genre *Viola* qui ont été étudiées. D'ailleurs, nous n'avons pas pu trouver dans la bibliographie de note se rapportant aux autres genres exotiques de la famille, le nombre de leurs échantillons observés jusqu'ici par les Botanistes, étant trop faible pour fournir des cas anormaux.

Les principales anomalies florales qui sont citées dans la bibliographie sont, en premier lieu, les pélories. Il faut noter à ce sujet que l'on groupe le plus souvent sous ce nom toutes les variations dans le nombre des éperons, même si ces variations ne portent que sur un ou deux des pétales, donnant ainsi une fleur irrégulière. C'est là un élargissement du terme créé par LINNÉ et il serait préférable de réunir toutes les variations de configuration des pétales sous le nom d'« allomorphie » créé par VUILLEMIN, en réservant le terme de pélorie aux cas où cette allomorphie entraîne la régularisation d'une fleur primitivement zygomorphe, ce qui n'est pas toujours le cas. Mais, comme il y a en fait toute une série de formes intermédiaires entre la fleur régulière et la fleur irrégulière, on ne peut plus limiter exactement la pélorie; aussi conserverons-nous souvent à ce terme son sens le plus large de modification de la symétrie.

Des cas d'allomorphie, régulière ou non, ont été décrits dans presque toutes les espèces banales de *Viola*. On en trouvera une longue liste dans PENZIG (1921). On cite souvent aussi des exemples de variations dans le nombre des pièces florales, variations généralement associées d'ailleurs à une allomorphie et aboutissant ainsi aux fleurs doubles formées presque exclusivement par des pétales nombreux.

La virescence est une anomalie moins fréquemment rencontrée, si on prend ce mot dans son sens strict, c'est-à-dire signifiant que toute la corolle est verte. Elle est cependant relativement fréquente si on élargit, comme on le fait souvent, l'acception de ce terme en l'appliquant à tous les cas où seuls

quelques-uns des pétales sont verts ou même si la chlorophylle n'existe que dans une partie d'un pétale.

Enfin, plus rares encore sont les cas de prolifération où le centre de la fleur est occupé par une deuxième fleur ou une tige feuillée plus ou moins développée. GERBAULT (1911) en a décrit un cas chez *Viola odorata*, KIRSCHLEGER (1844) et nous-même (1941), chez *V. silvestris*, MASTERS (1866 et 1869), enfin, dans une espèce indéterminée de *Viola*.

Nous avons pu observer nous-même la plupart de ces anomalies sur différentes espèces indigènes de *Viola*, et nous ne reprendrons pas leur description morphologique qui a déjà été souvent faite. Nous chercherons seulement ce qui, dans les cas observés par nous ou par d'autres auteurs, pourrait être susceptible de nous éclairer sur les questions de morphologie florale que nous nous sommes posées dans ce travail. De plus, dans bien des cas, nous avons appliqué à des fleurs anormales la technique des coupes en série que nous avons utilisée pour l'étude anatomique des fleurs normales; cela nous a permis de faire quelques observations anatomiques et histologiques nouvelles que nous mentionnerons ici.

Nous n'étudierons pas isolément, dans ce chapitre, chacune des anomalies possibles, car, dans la plupart des fleurs tératologiques, il y a coexistence de plusieurs anomalies: virescence et pélurie par exemple ou pélurie et prolifération. Nous envisagerons d'abord le rapport des anomalies avec le plan général de la fleur, puis les renseignements que celles-ci peuvent donner sur la valeur morphologique des pièces florales.

§ 1. — Les péluries et la symétrie fondamentale de la fleur

La plupart des auteurs qui ont étudié les péluries ont noté simplement un nombre variable d'éperons sans se préoccuper de la morphologie du reste du pétalé. Une étude récente et plus approfondie de la question a été faite par DE CUGNAC (1927), sur une population de *Viola hirta*, et l'importance de ces observations mérite que nous les discutons ici. Pour cet auteur, il faut distinguer deux types de péluries: les unes où les pétales latéraux ou postérieurs éperonnés conservent par ailleurs leurs caractères morphologiques propres (forme, striation, houppe de poils à l'onglet), et qu'il appelle éperonnement direct; les autres où le pétale anormalement éperonné présente en outre tous les caractères morphologiques du pétale

antérieur, et qu'il appelle éperonnement par substitution. Comme dans toutes les classifications de structures anormales, il nous semble dangereux de donner à cette distinction une valeur trop absolue; il semble évident, *a priori*, que les caractères que DE CUGNAC considère comme les attributs des différents pétales, peuvent, tout comme l'éperon, subir des altérations. Et en effet, BERGDOLT (1932), par exemple, cite des cas où les touffes de poils, qui sont normalement localisées aux pétales latéraux, peuvent, soit manquer totalement, soit exister aux pétales postérieurs; il décrit aussi des exemples de pétales latéraux ou postérieurs présentant l'échancrure qui existe normalement au seul pétale antérieur. De même, les fleurs de *V. Lloydii*, examinées par GERBAULT (1916), montrent de nombreuses variations dans la disposition de l'appareil pilifère et des nervures dans les différents pétales anormaux. Toutes ces modifications sont indépendantes de l'absence ou de la présence d'un éperon. Nous avons pu nous-même observer des anomalies analogues chez *V. alba*, *V. hirta* et *V. odorata*. Il semble donc bien que les catégories créées par DE CUGNAC ne doivent pas être considérées comme deux modes essentiellement différents d'anomalies, mais seulement comme des différences de degré; les transformations anormales des pétales latéraux et postérieurs peuvent porter soit seulement sur l'éperon, et c'est l'éperonnement direct de DE CUGNAC, soit seulement sur le limbe, et ce sont les cas décrits par BERGDOLT, soit sur les deux à la fois et c'est l'éperonnement par substitution de DE CUGNAC. De l'étude statistique de cet auteur, il ressort en tout cas que les anomalies de l'éperon sont de beaucoup les plus fréquentes (82 %) et l'on peut admettre que les autres cas (18 %) d'éperonnement par substitution représentent simplement un degré plus élevé d'anomalie, intéressant non seulement l'éperon, mais aussi les autres caractères morphologiques des pétales. Il est à remarquer d'ailleurs que dans les cas de pélorie par substitution, c'est-à-dire de degré élevé de pélorie, DE CUGNAC a noté lui-même que l'androcée était touché par l'anomalie, puisque les étamines latérales ou postérieures portent des éperons supplémentaires qui n'existent pas quand l'éperonnement de la corolle est direct, c'est-à-dire quand la pélorie est faible.

Mais il est un autre point plus important de la morphologie florale qui doit être traité ici, c'est celui de la valeur du pétale antérieur. Nous avons vu que GINGINS (1823) admettait pour la fleur des *Viola* une symétrie primitivement hexamère en considérant le pétale antérieur comme de nature dou-

ble. Plus récemment, BERGDOLT (1932) a soutenu le même point de vue en reprenant et généralisant les observations tératologiques de GERBAULT (1908-1909). Pour ces auteurs, un pétale supplémentaire éperonné se développe toujours à la place d'un sépale, de deux pétales normaux et d'une étamine; il doit donc en être de même pour le pétale antérieur normalement éperonné, ce qui prouverait l'hexamérie primitive des trois cycles externes de la fleur. Cette théorie nous semble tout à fait inadmissible pour les raisons suivantes:

1° Du point de vue statistique, d'après les observations de DE CUGNAC, dans 71 % des pélories observées, des éperons surnuméraires se sont développés sur des fleurs dont les trois cycles externes étaient restés pentamères. Dans 17 % des cas seulement, les fleurs sont devenues tétramères, encore faut-il remarquer que, dans ces derniers cas, il y a souvent plus d'un éperon supplémentaire. Nous n'avons pas eu l'occasion, comme DE CUGNAC, d'observer un très grand nombre d'anomalies pour en faire une étude statistique; nous avons rencontré cependant de nombreuses fleurs pentamères ayant un ou plusieurs éperons supplémentaires et des fleurs tétramères portant plus de deux éperons. On peut remarquer, en outre, que la tétramérie apparaît surtout dans les fleurs où le degré de pélorie est élevé (dans celles où elle se fait par substitution selon DE CUGNAC): 13 % de tous les cas, soit 72 % des pélories par substitution; la tétramérie est beaucoup plus rare quand la pélorie est faible et a lieu seulement par éperonnement direct: 10 % de l'ensemble des cas, soit 12 % des pélories par éperonnement direct. On est donc conduit à conclure que les exemples cités par GERBAULT et par BERGDOLT à l'appui de cette théorie sont, si l'on peut dire, des exceptions parmi des anomalies, et qu'il est au moins assez aventuré de fonder une théorie sur des cas aussi exceptionnels, quand un beaucoup plus grand nombre d'autres viennent l'infirmer;

2° GERBAULT et DE CUGNAC ont noté, et nous avons nous-même observé que dans les fleurs à calice, corolle et androcée tétramères, le gynécée, lui aussi, est souvent formé de quatre carpelles au lieu de trois. Sur sept fleurs tétramères que nous avons eu l'occasion d'observer dans diverses espèces de *Viola*, trois d'entre elles possédaient un gynécée lui aussi tétramère; cela ne semble donc pas être un cas extrêmement rare. L'existence de ce carpelle supplémentaire est inexplicable avec la théorie de GERBAULT ou de BERGDOLT; elle peut au contraire être facilement comprise, si on admet que chaque pièce de la fleur est simple, et que l'anomalie porte unique-

ment sur la symétrie générale de la fleur, devenue tétramère pour tous les cycles, au lieu d'être pentamère pour les cycles externes et trimère pour le pistil;

3° Nous avons nous-mêmes observé chez *V. odorata*, et on a souvent cité dans la bibliographie, des fleurs de *Viola* sans éperon. Si la théorie de BERGDOLT était exacte, l'hexamérie devrait alors réapparaître, tout au moins dans la majorité des cas. Or, il n'en est rien; dans les cas que nous avons nous-même observés, comme dans ceux qui sont décrits par les auteurs, la pentamérie persiste dans la moitié des cas environ et, quand il existe un nombre de pétales différent de cinq, c'est aussi souvent six que quatre, sept ou huit;

4° Enfin, DE CUGNAC a décrit et figuré des formes intermédiaires entre les types pentamères et les types tétramères (ses fig. 8 à 12), où le changement de symétrie se fait par réduction du pétale antérieur et soudure des deux sépales antérieurs; ces formes, qui ne sont pas tellement exceptionnelles (6 %) ne peuvent se comprendre dans l'hypothèse de la nature multiple du pétale éperonné. D'ailleurs les observations de GERBAULT elles-mêmes et ses diagrammes de fleurs anormales s'interprètent tout aussi facilement en admettant une simple atrophie de certaines pièces florales accompagnée ou non de soudures, que par son hypothèse compliquée d'un phyllome Φ qui serait constitué par un sépale, deux pétales et une étamine et qui serait divisé en ses quatre parties dans les fleurs normales. Il est difficile de comprendre comment une hypothèse, aussi mal étayée sur la seule tératologie, et aussi compliquée, a pu se transmettre depuis de si longues années de GINGINS à GERBAULT et à BERGDOLT.

Nous pourrions donc conclure de ces remarques sur les pélories de *Viola*, que le plan de construction normal de la fleur est bien fondamentalement pentamère pour le calice, la corolle et l'androcée, et que le pétale antérieur éperonné est un pétale simple et non une pièce complexe.

§ 2. — Les pélories et la virescence dans leurs rapports avec la valeur morphologique des pièces florales

1° SÉPALES ET PÉTALES

La virescence est assez peu fréquente chez *Viola*; le plus souvent, d'ailleurs, elle se traduit par un simple verdissement de certaines parties de la corolle sans qu'il y ait transforma-

tion bien nette en organes se rapprochant morphologiquement des feuilles. Le simple verdissement partiel des pétales ne peut être un argument suffisant pour rapprocher ces organes des feuilles végétatives; tout au plus cela peut-il permettre de considérer pétales et sépales comme des organes homologues entre eux, quand l'analogie de forme et de structure est assez grande entre ces deux types de pièces. BERGDOLT a fait une étude assez détaillée de ce verdissement de la corolle qui peut s'effectuer de façons variées; le plus souvent les pièces intermédiaires (qu'il appelle sépales-pétales) sont divisées longitudinalement en deux parties; l'une verte, l'autre pétaloïde; mais il arrive aussi, plus rarement, que des stries ou des taches vertes et stomatifères soient éparses à la surface de la région pétaloïde. Personnellement, nous n'avons jamais rencontré cette anomalie; mais sur plusieurs fleurs, en général péloriques ou sans éperon, nous avons trouvé des pièces divisées longitudinalement en une partie verte et une partie pétaloïde. L'explication la plus vraisemblable, donnée par BERGDOLT, à la suite de nombreux auteurs d'ailleurs, est que le mamelon initial de la pièce mixte s'est développé à cheval sur deux territoires: l'un qui aurait dû normalement être pétalaire, l'autre sépalaire; et ce point de vue est confirmé par le fait que, très généralement, les fleurs présentant de tels organes anormaux possèdent aussi un nombre de pièces supérieur à cinq dans chaque cycle; il n'est pas surprenant alors que la ou les pièces surnuméraires se forment à la fois sur deux territoires voisins. La formation de ces pièces intermédiaires viendrait ainsi confirmer le point de vue de MC LEAN THOMPSON (1933-1937) selon lequel le réceptacle floral est un cône potentiellement femelle au sommet, mâle en dessous et stérile à la base, et sur lequel les ébauches de pièces florales ne font qu'« actualiser les potentialités du réceptacle ». Si une telle ébauche, par conséquent, se forme à cheval sur deux territoires, elle réalisera les potentialités de chacun d'eux, dans deux parties associées l'une à l'autre en une pièce unique.

Mais si ces anomalies permettent de considérer pétales et sépales comme des organes de même valeur morphologique, elles ne permettent pas de connaître cette valeur; cette question peut être éclaircie par d'autres anomalies plus rares des enveloppes florales, où les pièces présentent des formes se rapprochant plus ou moins de celles d'une feuille végétative. C'est ainsi que l'on cite dans la bibliographie (PASQUALE 1877, GERBAULT 1908-1909) des exemples de sépales ou de pétales portant des stipules et nous avons eu l'occasion d'observer et

de décrire une anomalie de ce genre dans une fleur à prolifération centrale (1941). Par des coupes en série, nous avons pu étudier l'anatomie des pièces du périnthe de cette fleur (fig. 39) que nous allons décrire ici de façon plus détaillée que

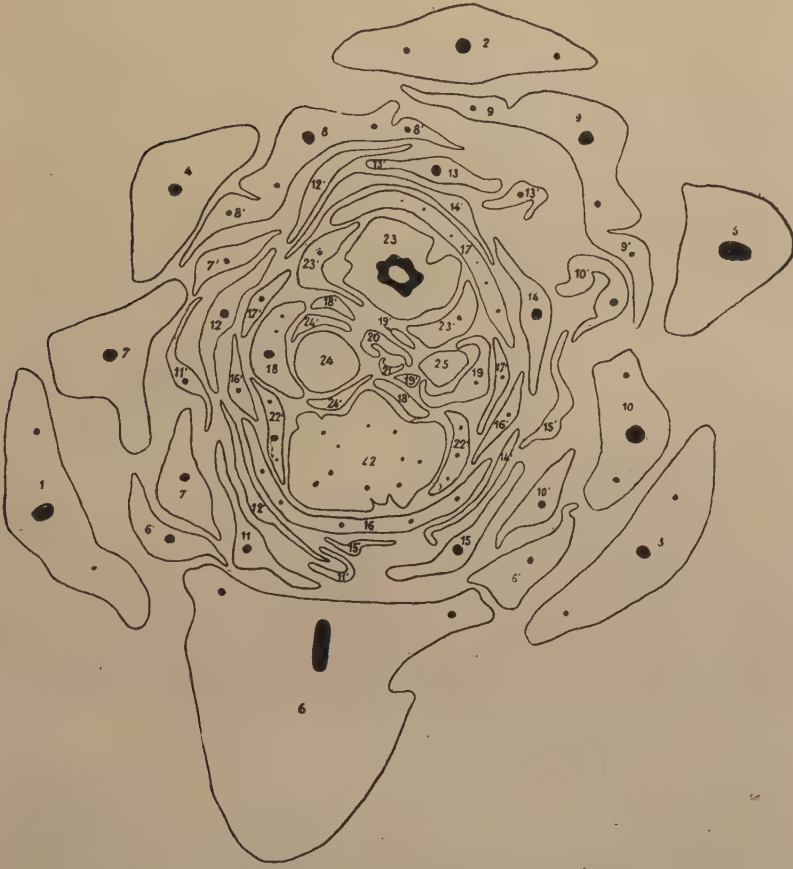


FIG. 39. — Fleur anormale de *Viola silvestris* à prolifération centrale. — Coupe transversale de l'ensemble de la fleur passant un peu au-dessus du sommet de l'axe: 1, 2, 3, 4, 5: sépales. — 6: pétale antérieur coupé au niveau de sa gibbosité. — 6', 6': lobes stipulaires du pétale antérieur. — 7, 10: pétales latéraux. — 7', 7', 10', 10': lobes stipulaires des pétales latéraux. — 8, 9: pétales postérieurs. — 8', 8', 9', 9': lobes stipulaires des pétales postérieurs encore soudés à ce niveau aux lobes médians. — 11, 15: étamines antérieures. — 11', 11', 15', 15': lobes stipulaires des étamines antérieures. — 12, 14: étamines latérales. — 12', 12', 14', 14': lobes stipulaires des étamines latérales. — 13: étamine postérieure. — 13', 13': lobes stipulaires de l'étamine postérieure, l'un d'eux est encore soudé au lobe médian. — 16: première feuille du bourgeon végétatif F1. — 16', 16': stipules de F1. — 17: deuxième feuille F2. — 17', 17': stipules de F2. — 18: troisième feuille F3. — 18', 18': stipules de F3. — 19, quatrième feuille F4. — 19', 19': stipules de F4. — 20: cinquième feuille F5. — 21: sixième feuille F6. — 22: première fleur secondaire fl1, axillaire de F1, et coupée au niveau de son réceptacle. — 22', 22': bractées de la fleur fl1. — 23: pédoncle de la deuxième fleur fl2, axillaire de F2. — 23', 23': bractées de la fleur fl2. — 24: troisième fleur fl3, axillaire de F3. — 24', 24': bractées de fl3. — 25: quatrième fleur fl4, axillaire de F4. — Seul le contour extérieur des fleurs fl3 et fl4, coupées vers le milieu de leur hauteur, est figuré. La fleur fl5, ainsi que les feuilles F6, F7 et F8 sont situées au-dessous du niveau de cette coupe. G = 23 X.

dans notre note précédente, en essayant de comparer cette structure à celle des pièces normales.

Remarquons tout d'abord que, du point de vue morphologique, les pétales de cette fleur présentent une taille à peu près normale; ils sont à peine plus longs et plus rétrécis à la base qu'un pétale normal. Les lobes stipulaires sont beaucoup plus courts et ont environ le quart de la longueur totale du pétale; leur largeur est à peu près la moitié de celle de la base du pétale correspondant. Cette proportion ne semble pas devoir confirmer l'hypothèse de BUGNON selon laquelle, dans un pétale normal, les lobes stipulaires auraient un développement au moins égal à celui du lobe médian pétio-limbaire.

L'anatomie des pétales montre plusieurs formes qui sont intéressantes à étudier pour comprendre les structures nor-

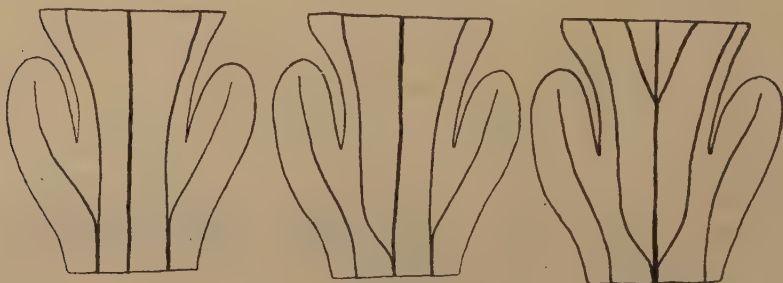


FIG. 40. — Pétale latéral. FIG. 41. — Pétale postérieur. FIG. 42. — Pétale antérieur.

FIG. 40 à 42. — Nervation de la base des pétales d'une fleur de *Viola silvestris* à prolifération centrale reconstituée d'après des coupes transversales en série.

males. Dans le pétale antérieur (fig. 42), on rencontre à la base trois faisceaux: deux latéraux, grêles, reliés aux nervures médianes des sépales alternes et se rendant, sans ramification et sans connexion avec d'autres faisceaux, dans les lobes stipulaires. La nervure principale médiane émet d'abord, peu au dessus du niveau morphologique d'insertion, deux nervures latérales qui se rendent dans le limbe du pétale sans être intéressées par l'éperon. Dans le limbe, elles se ramifient comme les nervures latérales des pétales normaux. Enfin, un peu au-dessus de l'éperon, la nervure médiane se divise en trois branches subégales qui se ramifient dans toute la région médiane du limbe pétaulaire.

Dans les deux pétales postérieurs (fig. 41), nous avons une disposition analogue. Ici encore, les nervures stipulaires sont indépendantes de la nervure médiane, mais dans chacun de ces deux pétales, l'une des nervures latérales du limbe pro-

vient de la nervure médiane comme dans le pétale antérieur, alors que l'autre vient se souder à la base avec la nervure stipulaire. Ici encore, la nervation du limbe est semblable à celle d'un limbe normal avec un faisceau médian peu ramifié alors que les deux faisceaux latéraux le sont plus abondamment. Enfin, dans les pétales latéraux (fig. 40), ce sont les deux nervures latérales du limbe qui viennent se souder à la base aux nervures stipulaires; la nervure médiane est simple sur presque tout son parcours, ne portant que quelques petites ramifications au sommet.

Or la nervation d'un pétale antérieur normal de *V. silvestris* est analogue à celle que nous avons décrite en détail chez *V. hirta*, par exemple (fig. 30), c'est-à-dire qu'elle comprend une nervure médiane peu ramifiée, évidemment homologue de la nervure médiane des pétales anormaux, et deux nervures latérales abondamment ramifiées indépendantes à la base de la nervure médiane. Ces deux nervures latérales vont se jeter dans les faisceaux des sépales latéraux vers le bas, et se ramifient au sommet pour venir s'anastomoser avec les branches de la nervure médiane. La nervation du limbe d'un pétale antérieur normal et celle de notre pétale anormal sont donc semblables; il semble donc bien que l'on puisse considérer les nervures latérales ramifiées du limbe, dans les deux cas, comme des faisceaux du lobe pétio-limbaire. La différence porterait seulement sur les connexions de ces faisceaux à la base: indépendants dans le pétale normal, issus d'une même ramification de la nervure médiane dans le pétale anormal; mais nous avons vu le passage d'un type à l'autre dans les autres pétales de la fleur anormale. Le lobe médian de notre pétale anormal ne présente pas, par contre, les petites nervures latérales grêles que nous avons pensé pouvoir homologuer au chapitre précédent aux nervures stipulaires. Leur absence dans ce pétale, où les stipules sont grandes et libres, paraît confirmer que ces petits faisceaux représentent effectivement les nervures stipulaires dans un pétale normal. En somme, notre pétale anormal de *Viola* ne différerait d'un pétale normal que par le plus grand développement des lobes stipulaires et leur séparation plus complète du lobe pétio-limbaire avec la base duquel ils sont soudés dans le pétale normal.

Dans le cas des pétales latéraux et postérieurs normaux, nous avons vu que les petites nervures stipulaires sont faibles ou nulles. L'existence de lobes stipulaires également dans ces pétales de la fleur anormale de *V. silvestris* démontre que les

stipules existent potentiellement dans tous les pétales normaux.

La comparaison de la nervation des pétales normaux avec celle de nos pétales anormaux semble plus favorable à la deuxième hypothèse, que nous avons émise à ce sujet au chapitre précédent, selon laquelle *les stipules et la base foliaire ne prennent qu'une faible part à l'organisation du pétale normal*.

Nous concluons donc en disant que l'apparition des lobes latéraux stipulaires dans les pétales paraît être le résultat d'une hypertrophie et d'une séparation de ces organes, qui seraient petits et indistincts dans les pétales normaux, et non d'une simple séparation de trois lobes subégaux. Cette conclusion est en contradiction avec celles que GERBAULT a établie sur des cas analogues et qui a été utilisée par BUGNON. A la page 80 de sa note de 1908, GERBAULT donne la description d'un organe à trois lobes subégaux, le médian pétaloïde, les latéraux sépaloïdes. Il homologue ces trois parties aux lobes stipulaires et pétio-limbaires d'une feuille végétative. Or-chacun de ces trois lobes est trinervié; cette homologation nous paraît alors assez mal étayée; les trois nervures existant à chaque lobe de cette pièce permettent d'admettre que chacun d'eux représente plus vraisemblablement un phyllome entier et que la pièce complète est constituée, en somme, par deux petits sépales soudés à un pétale, quelque chose d'analogue à l'un des groupes Φ de l'auteur. Quant aux autres figures de pièces plus ou moins profondément trilobées à trois lobes égaux, elles ne sont accompagnées d'aucune description détaillée et l'auteur avoue lui-même, dans la légende, que les nervures secondaires n'ont pas été dessinées. Il est donc impossible de savoir, d'après ces figures, s'il s'agit de pièces uniques et trilobées, comme le pense GERBAULT, ou de deux ou trois pièces soudées et plus ou moins réduites. La première hypothèse, d'ailleurs, n'est pas absolument incompatible avec notre conclusion; elle conduirait seulement à considérer ces formes trilobées comme des anomalies plus accentuées encore que la simple dialyse de notre *Viola silvestris* par suite de l'hypertrophie des lobes stipulaires devenus égaux au lobe médian. Mais les figures de GERBAULT sont insuffisamment précises pour que la discussion soit possible.

2° ÉTAMINES

On a décrit assez souvent des fleurs anormales de *Viola* où se trouvaient des pièces qui présentaient à la fois des caractères de pétales et des caractères d'étamines; citons en particulier les observations de GERBAULT et de BERGDOLT. Or, dans tous les cas décrits, c'est toujours l'écaille scarieuse supérieure de l'étamine qui devient plus ou moins complètement pétaloïde. Quand la pétalodie s'étend à la partie inférieure de la pièce, il y a avortement partiel ou total des sacs polliniques de l'un des côtés ou des deux. Nous avons nous-même observé, après de nombreux auteurs, des cas analogues, dans des fleurs de *V. virescens*, où l'étamine était constituée par un limbe pétaloïde blanc plus ou moins tordu latéralement, et dans tous les cas observés par nous ou décrits dans la bibliographie, les sacs polliniques sont toujours à la base de la pièce à demi pétaloïde. GERBAULT a même poussé l'observation plus loin en notant l'existence, dans certaines de ces pièces, des bouquets de poils ou des taches colorées qui se trouvent normalement dans la partie inférieure des pétales antérieurs ou latéraux, or ces accidents sont toujours situés *au-dessus* des sacs polliniques (cf. en particulier ses fleurs 12, 17 et 24). Nous n'avons pas trouvé, dans la bibliographie, d'exemple de stamino-pétales portant des sacs polliniques à leur partie supérieure, comme cela est si souvent le cas chez les *Nymphaea* ou les *Rosa*; par exemple. Il semble donc, d'après ces faits, que l'on puisse homologuer la région de l'anthère de l'étamine normale à la partie inférieure d'un pétale normal; au contraire, l'écaille scarieuse qui surmonte l'anthère représenterait le limbe du pétale. C'est d'ailleurs ce que note aussi BUGNON quand il considère que le tissu sporogène se forme à la place du faisceau libéro-ligneux latéral représentant, selon lui, une stipule. Mais nous avons vu que, dans les pétales normaux, les lobes stipulaires ne prennent qu'une faible part à la constitution du pétale et que les grosses nervures latérales de ceux-ci appartiennent au lobe pétio-liminaire et non aux lobes stipulaires. Le rapport des trois lobes est donc vraisemblablement le même pour les étamines.

Nous avons d'ailleurs une confirmation de cette interprétation dans la fleur à prolifération centrale décrite précédemment, dont les étamines portent, comme les pétales, des lobes latéraux stipulaires. La plupart de ces lobes ne contiennent pas

de faisceau libéro-ligneux, sauf deux d'entre eux appartenant l'un à l'étamine postérieure, l'autre à une étamine latérale. Ces nervures vont se souder à la base aux nervures médianes des pétales alternes et présentent, par conséquent, la même disposition que dans les pétales stipulés. Cependant, chacune de ces étamines porte, un peu plus haut, une anthère un peu altérée, mais où, cependant, les quatre sacs polliniques sont reconnaissables et contiennent du pollen. Par conséquent, ici, les stipules existent conjointement avec les sacs polliniques; il ne semble donc pas que l'on puisse considérer sacs polliniques et stipules comme des organes homologues, puisqu'ils peuvent coexister dans une même étamine. Par conséquent, si les lobes stipulaires prennent part à la constitution de l'étamine, cette part est extrêmement faible puisqu'elle doit être réduite au parenchyme latéral aux sacs polliniques où aucun faisceau n'est distinct. Il semble même que l'on puisse admettre, dans ces conditions, que l'étamine n'est constituée que par le lobe médian.

Il nous reste maintenant à étudier, à la lumière de la tératologie, la question de la valeur morphologique de l'appendice basal des étamines antérieures. On admet assez généralement que ces organes sont homologues de l'éperon du pétale antérieur. Il n'y a guère que GERBAULT qui ait appuyé, par la tératologie, cette interprétation sur une seule observation d'une pièce portant à la fois des sacs polliniques et un éperon creux et tapissé d'un épiderme comme celui du pétale; c'est sur cette observation que s'est basé BUGNON. Nous avons, pour notre part, recherché si on pouvait trouver des formes de transition plus nombreuses entre l'éperon pétalement et l'éperon staminal des *Viola*, et nous avons eu la chance de pouvoir en observer quelques-unes. Notons tout d'abord que nous n'avons jamais pu vérifier l'observation de GERBAULT. Tous les appendices staminaux que nous avons observés étaient pleins sans aucune cavité creusée à leur intérieur. La seule anomalie que nous ayons pu y constater, assez fréquemment d'ailleurs est l'existence d'un appareil vasculaire au sein de ce parenchyme, constitué soit par un minuscule faisceau libéro-ligneux, soit par des trachées éparses; souvent, cet appareil vasculaire n'a aucun contact avec la nervure principale de l'étamine. Nous avons observé des structures de ce type dans *V. mirabilis*, *V. alba* et *V. hirta*, mais il est vraisemblable qu'on les retrouverait facilement dans d'autres espèces car elles sont peu rares. Etant donnés la structure et le faible développement de cet appareil vasculaire, il est bien évident que son

origine est secondaire, la formation et la connexion avec l'appareil vasculaire principal ayant eu lieu tardivement. Il n'y a donc rien là d'analogue à une évagination de la nervure médiane telle qu'elle se produit dans les éperons pétalaires. Mais si nous n'avons pas pu trouver dans les éperons staminaux de formes intermédiaires intéressantes, par contre, dans les pétales nous en avons trouvé de nombreuses qui sont venues vérifier l'interprétation courante. On rencontre en

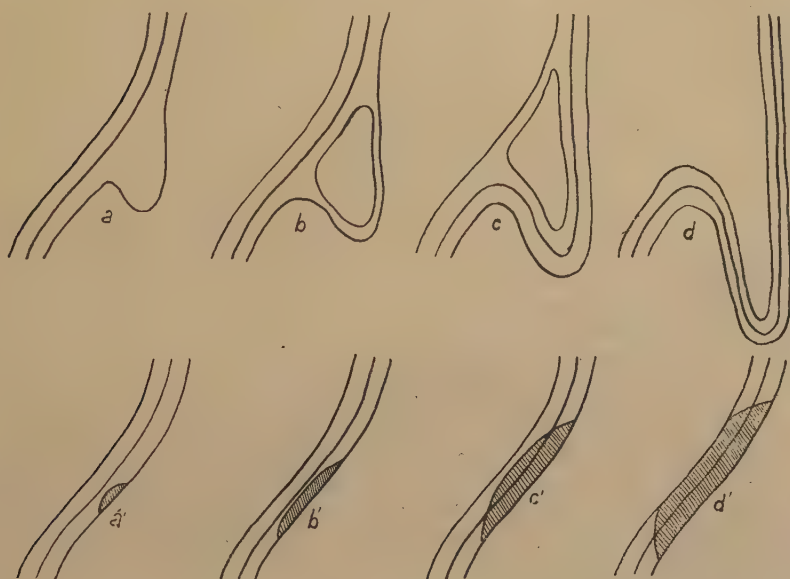


FIG. 43. — Formes de transition entre l'éperon des étamines et celui du pétale antérieur des *Viola*: a, b, c, d: coupes longitudinales schématiques: a', b', c', d': positions de la zone de croissance intercalaire engendrant les formes correspondantes. — a a' Etamines des *Viola* et pétale postérieur de *Viola silvestris*. — b b' Pétale postérieur de *Viola virescens*. — c c' Pétale antérieur d'une fleur de *Viola silvestris* à prolifération. — d d' Pétale antérieur normal des *Viola*.

effet souvent, à la base des pétales latéraux et surtout postérieurs, de petits appendices charnus externes, complètement recouverts par les oreillettes des sépales. On peut d'ailleurs à peine parler d'anomalie pour ces formations qui sont très fréquentes en particulier chez *V. alba* et *V. silvestris*. Ces appendices sont pleins, uniquement formés par du parenchyme, et sans appareil vasculaire (fig. 43 a). Il nous semble donc tout à fait naturel de les homologuer aux éperons staminaux normaux dont ils ont presque tous les caractères sauf la longueur généralement moindre. D'autre part, nous avons trouvé dans

quelques fleurs de *V. virescens* des éperons analogues mais plus gros et où, à l'intérieur du parenchyme, s'était creusée une cavité: simple lacune formée au sein du parenchyme par écartement des cellules et non limitée par un épiderme; cette lacune se trouvait à l'extérieur de la nervure médiane qui, par conséquent, se poursuivait tout droit dans le parenchyme de la face interne, puis dans la partie supérieure du pétale (fig. 43 *b*). En somme, cette structure ne diffère de la précédente que par un développement plus grand de l'éperon et l'apparition d'une lacune dans son parenchyme. Un autre stade intermédiaire nous a été fourni par l'éperon du pétale antérieur de la fleur de *V. silvestris* à prolifération centrale déjà décrite. Ici, l'éperon forme une gibbosité très accentuée et large; il est creusé, comme dans les cas précédents, d'une lacune dans le parenchyme, mais cette lacune est située à la face interne du pétale; par suite, la nervure médiane est rejetée à l'extérieur et se courbe en U de la même façon que dans un pétale antérieur normal; mais là encore, cette cavité n'est pas tapissée par un épiderme, elle est complètement close, l'épiderme supérieur du pétale accompagné de quelques cellules du parenchyme sous-jacent se poursuivant sans invagination à la face interne du pétale (fig. 43 *c*). On passe facilement de cette structure à celle de l'éperon pétalement normal en admettant simplement que l'épiderme s'invagine à son tour dans la cavité pour venir la tapisser (fig. 43 *d*).

On peut grouper l'ensemble de ces structures en admettant simplement que l'élongation locale, qui donne naissance à un éperon, peut intéresser une longueur et une épaisseur plus ou moins grande de l'organe considéré. Dans les étamines antérieures, ainsi que dans les pétales latéraux et postérieurs fréquemment rencontrés, cette élongation n'intéresse que la partie superficielle externe de l'organe et sur une petite longueur (fig. 43 *a'*); elle peut être totalement produite par la multiplication et l'élongation de toutes les cellules, d'où formation d'un éperon plein. Si l'élongation est plus accentuée, et surtout, semble-t-il, intéresse une plus grande partie de la surface externe de l'organe (fig. 43 *b'*), le développement cellulaire ne peut plus suivre entièrement cette élongation et une lacune se creuse entre les cellules sous-épidermiques externes, c'est le deuxième cas observé. Le troisième cas du pétale antérieur de la fleur à prolifération centrale s'explique en admettant simplement que l'élongation atteint ici une plus grande épaisseur du pétale (fig. 43 *c'*) et en particulier la nervure médiane qui se courbe en U, mais elle n'atteint pas l'épiderme interne

du pétale, d'où formation d'un décollement entre cet épiderme et les tissus profonds. Enfin, dans les éperons pétalaires normaux, l'élongation intéresse la totalité de l'épaisseur du pétale (fig. 43 d') dont tous les tissus, y compris l'épiderme supérieur, s'invaginent pour former l'éperon. Il n'y a plus alors formation de lacune, tous les tissus subissant la même croissance. L'ensemble de ces formes de passage nous permet donc de conclure, comme BUGNON: « *La région appendiculée des étamines correspond à la région éperonnée des pétales* », à cette différence près cependant que, dans le pétale, l'élongation atteint la totalité de l'épaisseur des tissus, alors que, dans les étamines, elle n'intéresse qu'une partie externe de ces tissus.

3° PISTIL

Les transformations plus ou moins complètes du pistil en organes se rapprochant des feuilles végétatives constituent des anomalies qui sont toujours rares dans toutes les plantes, mais plus spécialement encore, semble-t-il, dans les *Viola*, puisque nous n'en avons trouvé aucun exemple dans la bibliographie tératologique que nous avons pu consulter; c'est notre note (1941) qui a, pour la première fois croyons-nous, signalé ce fait. Les seules transformations du pistil qui sont parfois signalées sont les transformations en pièces pétaloïdes dans les fleurs pleines chez *V. hastata* (ROLFS 1900) et *V. odorata* (MASSALONGO 1902). Mais s'agit-il là d'une véritable transformation d'ébauches carpellaires, ou tout simplement du développement d'ébauches pétaloïdes seules sur le réceptacle? C'est ce que les descriptions, généralement sommaires, ne permettent pas de savoir.

Ce qui caractérise essentiellement, de ce point de vue, notre fleur anormale de *V. silvestris*, c'est que, à la place du pistil, on trouve deux feuilles stipulées dont l'insertion sur la tige se fait comme pour les feuilles normales et qui portent à leur aisselle des boutons floraux. Les stipules sont ici entièrement parenchymateuses et analogues anatomiquement à des stipules normales; au contraire, dans la lame médiane étalée, on retrouve les caractères histologiques essentiels du carpelle, c'est-à-dire l'existence de petites cellules méristématiques formant une couche continue à la face interne de l'organe, la face externe étant parenchymateuse (fig. 44). Nous avons vu que cette disposition existe dans tous les carpelles de *Viola* et que la région méristématique a une épaisseur et un déve-

loppement plus grands dans la région des placentas (cf. Pl. IX, fig. 2). Nous avons vu, d'autre part, en recherchant les homologues foliaires du carpelle, que l'une des hypothèses possibles était de considérer placentas et stipules comme des régions homologues. Notre observation tératologique semble s'opposer à ce point de vue qui paraît, par conséquent, devoir être rejeté. Ici, en effet, où les stipules sont individualisées, elles ne contiennent aucune trace du tissu méristématique qui est présent au contraire dans le lobe médian. Si notre première hypothèse avait été exacte, on aurait dû retrouver dans

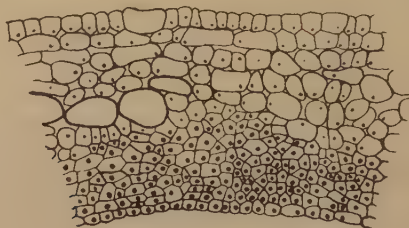


FIG. 44. — Structure histologique d'une feuille pseudo-carpellaire d'une fleur de *Viola silvestris* à prolifération centrale: La face interne est méristématique; la face externe est parenchymateuse.

les stipules un important tissu méristématique, et c'est tout le contraire que nous constatons en fait. Cette observation tératologique nous permet donc de conclure très vraisemblablement que, *dans un carpelle normal, les stipules ne prennent pas part à la constitution des placentas*; d'ailleurs, elles ne doivent pas prendre part non plus à la constitution du pistil, puisque, nous l'avons vu, c'était la seule partie reconnaissable qu'elles pouvaient constituer d'après l'anatomie compa-

PLANCHE X

Coupes transversales dans des boutons anormaux portés par l'axe prolongé d'une fleur de *Viola silvestris* à prolifération centrale.

Fleur fl1. — FIG. 2. Coupe totale de la fleur passant par la base du style, montrant la trimérie de la fleur et la nervuration du style. F1: feuille axillante de la fleur; le signe X indique la position de l'axe. — FIG. 3. Coupe de l'ovaire montrant les trois nervures et le placenta stérile, pls.

Fleur fl2. — FIG. 4. Coupe passant par la base de l'ovaire, le stamino-carpelle est soudé par ses deux bords à l'ovaire. — FIG. 5. Coupe passant par le milieu de l'ovaire, le bord antérieur du stamino-carpelle est libre et porte une ovule, ov. — FIG. 6. Coupe passant par le sommet de l'ovaire. Le stamino-carpelle est complètement séparé de l'ovaire et porte un sac pollinique, sp. — FIG. 7. Coupe totale de la fleur passant par la base du style, montrant les cinq pièces de l'enveloppe florale, les trois étamines normales, le stamino-carpelle et le style, avec sa fente longitudinale en face du stamino-carpelle et ses trois nervures. F2: feuille axillante. — FIG. 8. Coupe passant vers le milieu du style et montrant les deux nervures les plus longues et l'écaïlle terminale du stamino-carpelle. — FIG. 9. Coupe passant par le stigmate, montrant les deux lobes stigmatiques et le sommet du stamino-carpelle.

FIG. 2, 3, 7: G = 60 X. — FIG. 4, 5, 6, 8, 9: G = 90 X.

PLANCHE X

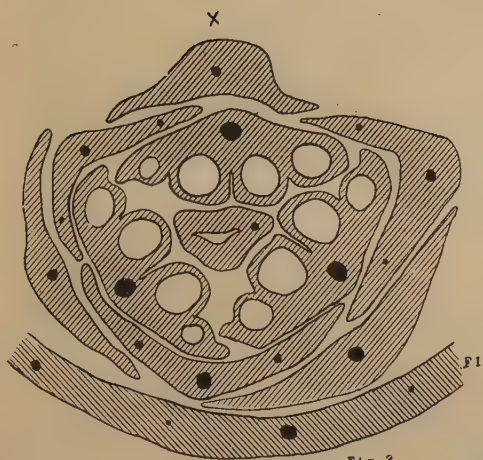


Fig. 2



Fig. 3

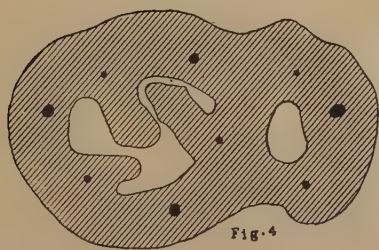


Fig. 4

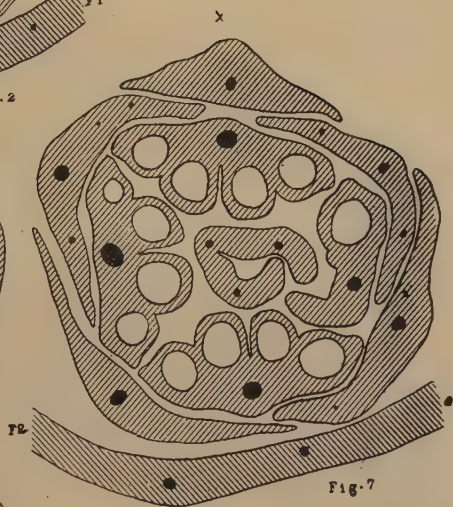


Fig. 7

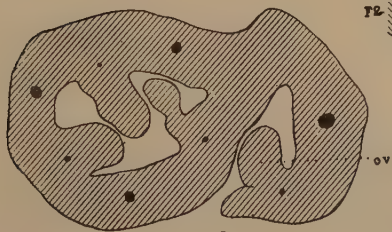


Fig. 5



Fig. 8

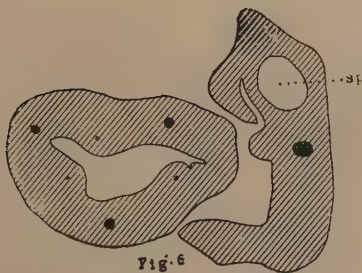


Fig. 6



Fig. 9

rée. Les stipules que nous avons observées dans les feuilles pseudo-carpellaires de cette fleur anormale, semblent donc être surajoutées tératologiquement au carpelle normal qui serait constitué par le seul lobe médian.

Ces carpelles anormaux, malgré l'existence de tissu méristématique caractéristique, ne comportent aucune trace de placentas ni d'ovules; ils ne permettent donc pas d'apporter une explication supplémentaire à l'interprétation des placentas; tout au plus l'existence de ces carpelles sans placentas nous permet-elle de confirmer ce que nous avons déjà noté plusieurs fois, à savoir l'indépendance relative qui paraît exister entre ces deux parties du pistil, puisque nous pouvons avoir ici l'une sans l'autre.

La tératologie nous a fourni enfin une preuve supplémentaire du fait que le carpelle serait constitué par le seul lobe médian de la feuille. Dans un des boutons développés sur la tige de cette fleur à prolifération, nous avons observé un organe qui portait un sac pollinique à l'un de ses bords et un mamelon cellulaire hémisphérique analogue à un jeune ovule sur l'autre bord (Pl. X). Si, comme nous l'avons vu, les stipules ne prennent qu'une part faible ou nulle à la constitution de l'étamine, il doit en être de même de ce stamino-carpelle et par conséquent aussi du carpelle. Il est intéressant de noter d'ailleurs que ce stamino-carpelle présentait à sa base une face interne méristématique tout comme un vrai carpelle, et c'est sur ce tissu méristématique que s'insérât l'ovule rudimentaire. Il semble, en outre, que, d'après la structure de cet organe, on puisse établir une homologie entre les sacs polliniques de l'étamine et les placentas. C'est en effet dans la région latérale, où devrait exister normalement un sac pollinique, que notre stamino-carpelle porte un tissu méristématique placentaire et un ovule rudimentaire. Nous remarquerons, cependant, que la partie placentaire est située sur cette pièce plus bas que la partie pollinifère.

Il nous reste enfin à dire quelques mots sur la valeur morphologique du style. GERBAULT (1908-1909) cite des exemples de fleurs à pistil tétramère où le style est quadrangulaire et divisé plus ou moins profondément en deux ou quatre lobes au sommet, ce qui laisse à supposer, malgré l'absence de figure et de description anatomique, que les quatre carpelles envoient leur nervure médiane dans le style. Nous avons, pour notre part, observé par des coupes en série, une fleur anormale de *V. scotophylla*, où tous les cycles, y compris le pistil, étaient tétramères et où tous les pétales et toutes les étamines

étaient éperonnées. L'orientation exacte de cette fleur n'a pu être déterminée avec précision par suite même de sa régularité. A la base du pistil (fig. 45 *a*) on a quatre placentas épisépales, mais vers le quart supérieur de l'ovaire, deux d'entre eux disparaissent (fig. 45 *b*), les deux autres persistant jusqu'au sommet de l'ovaire. Les quatre nervures carpellaires arrivent jusqu'à la base du style (fig. 45 *c*) et là, deux d'entre elles se terminent, alors que les deux autres, vraisemblable-

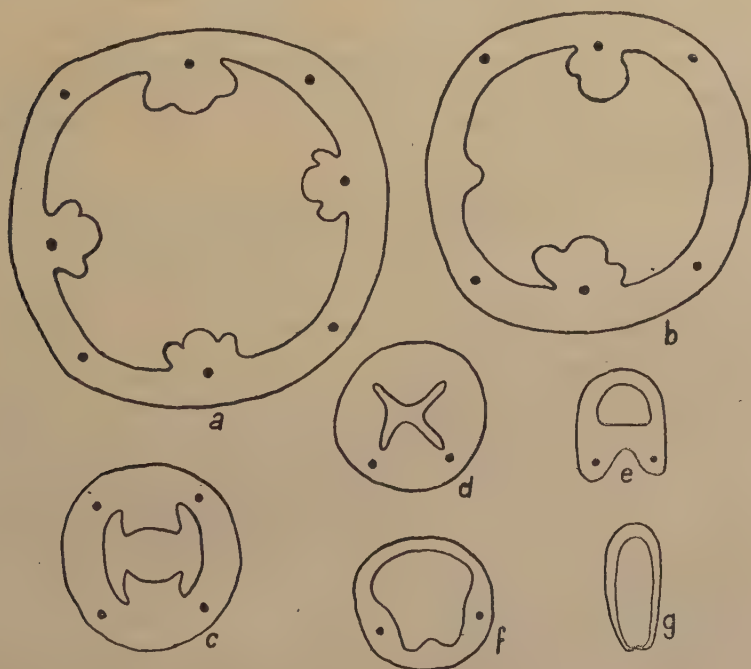


FIG. 45. — Coupes successives dans un pistil tétramère de *Viola scotophylla*. — *a* Coupe n° 131 à la base de l'ovaire où les quatre placentas sont présents. — *b* Coupe n° 172 au sommet de l'ovaire où il y a seulement deux placentas. — *c* Coupe n° 220 à la base du style avec les quatre faisceaux carpellaires. — *d* Coupe n° 256. — *f* Coupe n° 288. — *e* Coupe n° 460 dans le style parcouru par deux nervures carpellaires seulement. — *g* Coupe n° 480 du bec stigmatique.

ment antérieures, s'y poursuivent (fig. 45 *d* et *f*) pour aller s'éteindre au même niveau en dessous du stigmate (fig. 45 *e*). Par ailleurs, la morphologie de ce style et de ce stigmate est normale, l'extrémité étant recourbée dans le plan passant entre les deux faisceaux styloïdes (fig. 45 *g*). Il y a donc ici un style formé indubitablement par deux des carpelles au moins et dont la morphologie est cependant normale. Cela vient donc confirmer la conclusion, à laquelle nous a conduit

notre étude anatomique comparée de la fleur: le style doit être considéré comme formé par le sommet de tous les carpelles même si ceux-ci n'y prolongent pas leur appareil vasculaire. Tératologiquement, nous voyons ici qu'un carpelle supplémentaire envoie sa nervure dans le style. Si celui-ci était constitué normalement par le seul carpelle antérieur, la participation d'un deuxième carpelle devrait entraîner la formation de deux styles ou tout au moins d'un organe morphologiquement très altéré. Au contraire, si nous admettons que chaque carpelle prend part, au moins par son parenchyme, à la constitution du style, la prolongation du faisceau conducteur au sein de ce parenchyme ne doit pas amener de modifications très profondes de la morphologie, et c'est bien ce que nous constatons ici.

CHAPITRE V

Recherches expérimentales sur le développement de la fleur

L'étude morphologique et anatomique des fleurs de différents genres de Violacées nous a conduit à mettre en évidence l'importance des variations du style et du stigmate dans cette famille. Nous avons été amené ainsi à supposer que cette partie de la fleur pouvait jouer le rôle d'un organisateur de la morphologie florale. L'étude du développement nous a montré, d'autre part, que le pistil se constituait différemment des autres pièces florales et que le méristème y persistait plus longtemps. Il était donc intéressant de rechercher expérimentalement si l'une ou l'autre de ces régions (stigmate, style, méristème) jouait un rôle spécial dans le développement de la fleur.

§ 1. — Matériel et technique

Pour entreprendre des expériences sur des fleurs vivantes, nous ne pouvions nous adresser, ici encore, qu'au genre *Viola*, le seul qui puisse fournir, en France, l'abondant matériel nécessaire à de telles expériences. Comme il s'agissait de faire subir des manipulations délicates à de très jeunes boutons, nous devons employer une espèce à grandes fleurs, où les manipulations étaient ainsi rendues plus aisées. Nous avons donc choisi comme matériel d'étude la Pensée cultivée (*Viola hortensis* Lmk.), et parmi les innombrables variétés horticoles à grandes fleurs de cette espèce, nous avons pris la variété « demi-deuil » à fleurs violet foncé.

Les plantes sont cultivées dans des pots de grande taille permettant un développement normal et complet; pendant toute la durée de la floraison, les pots sont maintenus en

plein air au pied d'un mur à l'est. Les expériences ont été effectuées sur des pieds aussi semblables que possible et présentant toujours une végétation vigoureuse. La culture en pot était cependant indispensable pour permettre de placer les boutons en expérience sous le binoculaire à dissection.

Pour faire subir aux boutons floraux les différentes opérations décrites ci-dessous, nous employons des éclats de lame de rasoir mécanique tenus dans une pince fine; toutes les opérations sont faites sous le binoculaire, permettant seul de voir exactement les sections effectuées. Dans toutes les expériences, sauf la dix-huitième, les boutons opérés ont un calice d'une longueur de 1 cm. environ et sont portés par des pédoncules de 3 à 7 mm. de long. A ce stade, le style est déjà différencié et la tête stigmatique commence à se constituer. Des opérations sur des boutons plus jeunes, pour intéressantes qu'elles puissent être théoriquement, ne donnent pratiquement pas de résultats utilisables, par suite de la difficulté de faire des sections convenables dans des organes trop petits et surtout trop mous pour se couper nettement. Chaque bouton opéré est repéré grâce à un index numéroté, fixé à la feuille axillante. L'évolution du bouton est ensuite contrôlée chaque jour soit au binoculaire, soit à l'œil nu.

§ 2. — Principe des expériences

La question que nous nous proposons d'éclaircir était celle de l'influence de l'ablation de certaines parties du pistil sur le développement de la fleur. Pour cela, il fallait opérer des ablations variées sur des boutons à différents stades de développement et suivre l'évolution ultérieure de la fleur. Or, dans un bouton de Pensée, le pistil est entouré par les sépales, très développés de bonne heure, et les pétales qui se recouvrent largement. Les étamines elles-mêmes ne laissent dépasser, entre leurs écailles, que la tête stigmatique et seulement quand elle est déjà bien différenciée. Il est donc impossible d'atteindre le pistil du bouton sans léser plus ou moins les enveloppes florales et l'androcée. Une première série d'expériences préliminaires était donc nécessaire pour noter l'influence des altérations des cycles floraux externes sur le développement de la fleur. C'est seulement après avoir déterminé le rôle joué par les altérations des cycles externes qu'il est possible d'étudier le rôle des ablations de différentes parties du pistil.

Pour nous guider dans ces expériences, nous avons supposé, a priori, que la zygomorphie morphologique et anatomique du style et du stigmate (qui se traduit par une différence de structure des faces antérieure et postérieure) était en rapport avec une asymétrie fonctionnelle. Autrement dit, à supposer que le style ou le stigmate produise une substance X jouant le rôle d'organisateur, la production de cette substance serait inégale sur les deux faces ou même localisée à l'une des faces seulement. Par conséquent, en enlevant la zone productrice ou l'une des zones productrices de cette substance X, on pourrait espérer provoquer une modification dans le développement de la fleur et en particulier dans le développement des éperons du pétale et des étamines antérieurs.

Nous allons voir comment les expériences entreprises ont répondu à ces hypothèses.

§ 3. — Expériences préliminaires

Première expérience

Ablation des sépales

Sur cinq boutons, on pratique l'ablation des sépales au niveau de leur insertion sur le réceptacle, c'est-à-dire en sectionnant le court pédoncule perpendiculaire au limbe sépalaire qui fixe celui-ci au réceptacle; de cette façon, tout le sépale est enlevé y compris l'oreillette. La cicatrisation des surfaces de section s'opère rapidement, et les cinq boutons évoluent normalement; la corolle s'épanouit de 18 à 24 jours plus tard et ne présente aucune différence avec une corolle de fleur normale.

Deuxième expérience

Ablation des sépales et des pétales

Après avoir enlevé, comme dans la première expérience, les sépales de cinq boutons, les pétales sont enlevés entièrement; chez ces jeunes boutons, il suffit d'ailleurs d'écarter les pétales de leur position normale pour qu'ils se cassent d'eux-mêmes à leur niveau d'insertion. Sur ces boutons, il n'est évidemment plus possible d'observer l'épanouissement de la fleur, mais on peut prendre, comme critérium de développement, la croissance du pédoncule floral. Or, vingt-cinq jours après l'opération, ces cinq boutons sont portés par des pédoncules de 70 à 80 mm. de long, égaux par conséquent à ceux des

fleurs entières au moment de l'épanouissement; l'androcée et le gynécée ont une structure tout à fait normale.

Troisième expérience

Ablation du calice, de la corolle et de l'androcée.

De même que pour la corolle, l'ablation des étamines est facilement obtenue en basculant celles-ci vers l'extérieur; le filet se brise à son insertion sur le réceptacle. Les cinq boutons ainsi opérés continuent à se développer normalement. En déposant du pollen d'une fleur voisine sur le stigmate au moment où le pédoncule atteint 70 mm. environ — ce qui correspond à peu près à l'épanouissement d'une fleur normale — nous avons pu obtenir, sur trois des fleurs ainsi opérées, des capsules fertiles.

Quatrième expérience

Section annulaire de la fleur

Sur dix boutons, on sectionne le calice, la corolle et l'androcée, à peu près vers le milieu de la longueur des anthères, en laissant le gynécée intact. Ce mode opératoire présente l'avantage d'altérer les trois cycles externes et de permettre cependant l'étude du développement floral non seulement par l'allongement du pédoncule floral, mais aussi par le développement des pièces florales — tout au moins de leur base — et en particulier des éperons du pétale et des étamines antérieurs.

Sept des fleurs ainsi opérées se développent normalement; les pétales, en particulier, étalent leurs parties conservées qui sont bien pigmentées en violet foncé; le pétale antérieur présente un éperon identique à celui des fleurs intactes. Dans les étamines, les anthères se sont desséchées un peu avant l'épanouissement et ne contiennent pas de pollen ou un pollen mal constitué; toutefois, les éperons des étamines antérieures, qui n'étaient qu'ébauchés dans le bouton au moment de la section annulaire, se sont fortement développés; mais ils restent cependant un peu plus grêles que chez les fleurs normales. Le gynécée n'est pas modifié et a pu donner des capsules, dans trois cas, par fécondation artificielle et croisée. Dans deux autres boutons, le développement est plus lent, le pédoncule n'atteint que 50 et 55 mm., la corolle s'épanouit, mais sa coloration est plus pâle que la normale et l'éperon du pétale antérieur est plus grêle, quoique de longueur sensiblement nor-

male. Les étamines ont le même aspect que dans les sept fleurs précédentes et le gynécée est normal. Enfin, le dernier bouton s'est desséché quelques jours après avoir été opéré et n'a subi qu'un développement minime.

Première conclusion

De l'ensemble de ces expériences, on peut conclure que l'ablation des pièces du calice, de la corolle et de l'androcée n'a aucune influence sur le développement ultérieur des parties conservées. Seule la section des anthères vers le milieu semble entraver légèrement le développement des étamines, mais non pas des autres parties de la fleur. Les trois cas de développement diminué, après section annulaire, peuvent vraisemblablement être attribués à une mauvaise cicatrisation des importantes surfaces de section, due peut-être à des conditions d'humidité insuffisante des rameaux portant ces fleurs.

Par conséquent, si, dans les expériences ultérieures sur le gynécée, nous sommes obligés d'enlever ou de sectionner une ou plusieurs pièces du calice, de la corolle et de l'androcée avant d'opérer le gynécée, il n'y aura aucune correction à apporter aux résultats du fait de l'altération des cycles externes, celle-ci étant sans influence sur le développement des parties restantes.

§ 4. — Etude qualitative du développement après ablation des différentes régions du gynécée

a) STIGMATE^{*}

Cinquième expérience

Sur dix boutons, on pratique une section du calice et de la corolle passant au niveau du sommet des anthères, mais n'intéressant pas les étamines. On met ainsi à nu les écailles surmontant les anthères, entre lesquelles apparaît la tête stigmatique. On sectionne alors la face antérieure de cette tête stigmatique par une coupure longitudinale oblique, passant par le milieu de l'orifice stigmatique, et se terminant au niveau de jonction de la tête à la partie grêle du style (fig. 46 a).

Les dix boutons ainsi opérés se développent normalement, la corolle s'épanouit et présente un éperon bien constitué; la partie conservée du stigmatite reste bien verte et vivante, mais

la fécondation artificielle ne peut aboutir à la formation d'une capsule.

Sixième expérience

Dix boutons sont traités comme dans l'expérience 5, mais on enlève cette fois la face postérieure du stigmate (fig. 46 *b*).

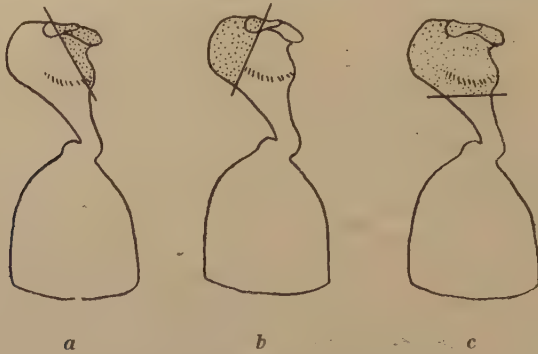


Fig. 46

Le développement, ici encore, est normal. Dans trois fleurs, même, la fécondation artificielle amène la formation de fruits.

Septième expérience

Sept boutons sont traités comme dans l'expérience 5, mais avec section de toute la tête stigmatique au niveau de son raccord avec le style (fig. 46 *c*).

Le développement se poursuit toujours normalement, mais la fécondation n'est plus possible.

Deuxième conclusion

Ces trois dernières expériences démontrent que la tête stigmatique ne joue aucun rôle dans le développement de la fleur et, de plus, que la partie antérieure du stigmate semble être plus spécialement adaptée à la réception du pollen, puisque, quand cette région est enlevée, la fécondation n'est plus possible. Il faut remarquer cependant que le nombre des fruits obtenus est toujours faible et que, par conséquent, il faudrait opérer sur un plus grand nombre de fleurs pour avoir un résultat statistique valable.

b) STYLE

Huitième expérience

Dix boutons subissent l'ablation complète du calice, de la corolle et de l'androcée, de façon à mettre à nu le gynécée. Le stigmate et le style sont alors fendus longitudinalement sur toute leur longueur et suivant le plan perpendiculaire au plan de symétrie de la fleur; le style présentant un double coude à sa base, la section, en arrivant à ce coude sépare complètement toute la face antérieure du style et du stigmate (fig. 47 a).

Le critérium de développement ne peut être ici que l'allongement du pédoncule. Or celui-ci se poursuit normalement pendant que l'ovaire grossit pour atteindre sa taille normale. La partie conservée du style persiste pendant trois à quatre jours, puis se dessèche avant que le développement ne soit complet.

Neuvième expérience

Cinq boutons sont traités comme dans l'expérience 8, mais en enlevant la face postérieure du style, au lieu de la face antérieure, au moyen de deux sections longitudinale (1) et

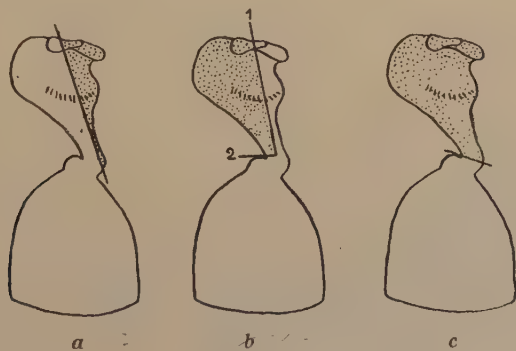


Fig. 47

transversale (2), cette dernière intéressant la moitié de la base du style (fig. 47 b).

Ici encore, le développement est normal. La face antérieure conservée du style reste vivante un peu plus longtemps (5 à 7 jours), mais finit par se dessécher avant le développement complet et aucune fécondation n'est possible.

Dixième expérience

Cinq boutons sont traités comme dans l'expérience 8, mais le style est sectionné en entier au niveau du coude inférieur (fig. 47 c).

Comme dans les deux expériences précédentes, l'allongement pédonculaire se poursuit normalement et l'ovaire atteint la taille qu'il a dans une fleur normale.

Onzième expérience

Sur huit boutons, on pratique une section du calice et de la corolle au niveau du sommet des étamines; celles-ci sont ensuite légèrement écartées et le style est alors arraché avec une pince. Comme la partie la plus grêle, et par conséquent la moins résistante, du style se trouve à la base, au niveau des coudés, c'est vers ce niveau que le style se brise, ce qui est d'ailleurs vérifié par dissection de la fleur à la fin de l'expérience.

Les huit boutons continuent à évoluer normalement. Non seulement l'allongement pédonculaire, mais le développement de l'androcée et des parties conservées du calice et de la corolle se poursuivent normalement. Les pétales s'épanouissent et sont bien pigmentés, l'épéron est bien développé.

Troisième conclusion

La suppression du style et du stigmate n'altère pas le développement de la fleur. Par conséquent, ni le style ni le stigmate ne jouent un rôle prépondérant dans la morphogénèse florale, tout au moins après le stade où les boutons ont été opérés, c'est-à-dire après la différenciation morphologique du style et du stigmate.

c) SOMMET DE L'OVAIRE

Douzième expérience

Dix boutons subissent l'ablation du calice, de la corolle et de l'androcée. Le gynécée lui-même est ensuite sectionné au sommet de l'ovaire, mais au dessus du niveau des ovules, ceux-ci étant donc tous conservés (fig. 48 a).

Après cette opération, le pédoncule ne s'accroît que faiblement; l'ovaire reste petit quoique bien vert; il finit cependant

par se dessécher au bout de douze à dix-huit jours, selon les fleurs.

Treizième expérience

Sur quinze boutons, on pratique une section transversale totale intéressant toutes les pièces florales y compris le gynécée et passant au niveau du sommet de l'ovaire, sans intéresser les ovules.

L'allongement pédonculaire reste faible. Dans quatre des fleurs ainsi traitées, on voit apparaître, au bout de trois à sept jours, des courbures ou torsions diverses du pédoncule floral qui rejettent la fleur soit latéralement, soit vers la feuille axillante. Ces courbures tendent d'ailleurs à s'atténuer à mesure que le pédoncule s'allonge lentement. Les pièces florales, elles, subissent un arrêt complet du développement, le bouton restant sans changement après l'opération. En particulier, il est remarquable que les surfaces de section des sépales et des pétales restent au même niveau que les surfaces de section des anthères. Dans la simple section annulaire n'intéressant pas le gynécée, la croissance du calice et surtout de la corolle est beaucoup plus rapide que celle des étamines et amène ainsi rapidement une dislocation du plan de section primitif. Ici, au contraire, ce plan de section reste inaltéré ou très faiblement altéré jusqu'à la dessiccation de la fleur, qui survient une quinzaine de jours plus tard.

Quatrième conclusion

Les expériences 12 et 13 démontrent donc que c'est la partie supérieure de l'ovaire qui joue le rôle principal dans le développement de la fleur, puisque l'ablation de cette région entraîne l'arrêt complet du développement des pièces florales et le ralentissement considérable de l'allongement pédonculaire. Il faut donc admettre que, s'il y a production d'un « organisateur de la morphologie florale », cette substance est secrétée par le sommet de l'ovaire.

Le rôle du sommet de l'ovaire étant ainsi prouvé, on pouvait, en enlevant une partie seulement de ce sommet, essayer de provoquer, non un arrêt complet de la croissance, mais une dissymétrie du développement et en particulier de l'allongement du pédoncule.

Quatorzième expérience

Huit boutons subissent l'ablation du calice, de la corolle et de l'androcée, puis le style est coupé à son insertion sur l'ovaire (1); enfin, la partie antéro-supérieure de l'ovaire est enlevée par une section longitudinale, perpendiculaire au plan antéro-postérieur (2), et une section transversale antérieure (3) (fig. 48 b).

La croissance s'arrête, comme dans le cas de l'ablation totale du sommet ovarien, après un faible allongement du pédoncule. Cependant, dans trois des boutons ainsi traités, on peut noter, le deuxième jour qui suit l'opération, une cour-

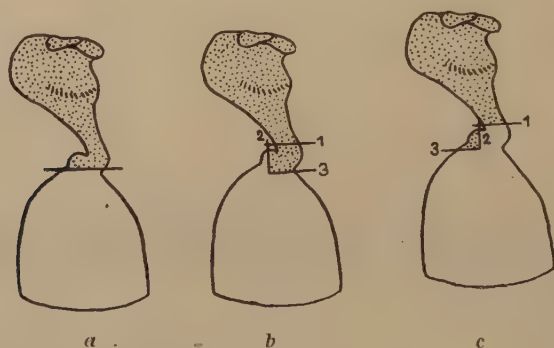


Fig. 48

bure du pédoncule vers le bas qui amène le bouton en dessous du pétiole de la feuille axillante; mais cette courbure ne dure pas et le quatrième jour, le pédoncule a repris sa position normale dans deux des fleurs; dans la troisième, le pédoncule reste courbé vers le bas jusqu'à la dessiccation de la fleur une vingtaine de jours plus tard. Dans tous les autres boutons, on ne note aucune courbure anormale.

Quinzième expérience

Analogue à la quatorzième, mais avec ablation de la partie postéro-supérieure, au lieu de la partie antéro-supérieure de l'ovaire (fig. 48 c).

Le résultat est encore un arrêt du développement sans courbure du pédoncule.

Cinquième conclusion

De ces deux expériences, on ne peut conclure avec certitude à une dissymétrie entre les faces antérieure et postérieure du

sommet de l'ovaire. Trois cas sur huit seulement ont montré une courbure passagère lors de l'ablation de la face antérieure, et aucun dans le cas de la face postérieure; mais nous avons noté des courbures analogues dans les cas d'ablation totale du sommet ovarien (Exp. 12). Les expériences 14 et 15 permettent donc simplement de conclure, soit que la substance X est produite juste au milieu du sommet ovarien toujours atteint par la section longitudinale, soit que l'altération d'une partie seulement de la région active entraîne son arrêt fonctionnel total.

d) OVULES

Seizième expérience

Cinq boutons sont sectionnés entièrement au sommet de l'ovaire, comme dans l'expérience 13, puis avec une fine aiguille, les jeunes ovules sont enlevés par l'ouverture supérieure de l'ovaire ainsi obtenue.

Le développement se poursuit comme dans l'expérience 13, c'est-à-dire développement nul des pièces florales et faible du pédoncule.

Sixième conclusion

Les ovules ne jouent aucun rôle dans le développement de la fleur.

§ 5. — Expériences complémentaires

a) ABLATION TOTALE DE LA FLEUR

Les expériences précédentes nous ont montré une diminution brusque de la croissance pédonculaire quand les ablations atteignent le sommet de l'ovaire, mais cette croissance pédonculaire n'est cependant jamais nulle. Que devient alors cette croissance dans les cas d'ablations encore plus poussées et, au maximum, de l'ablation totale de la fleur?

Dix-septième expérience

Sur cinq boutons, le pédoncule floral est sectionné au niveau des bractéoles.

Après l'opération, le pédoncule continue à croître lentement, puis s'arrête en n'ayant atteint que 18 à 27 mm. de long, comme dans le cas où il y a eu ablation du sommet de l'ovaire.

Septième conclusion

Cette dernière expérience prouve donc que le faible allongement du pédoncule observé dans les expériences 12 à 16 n'est pas contrôlé par une partie quelconque de la fleur puisque la suppression totale de celle-ci laisse subsister ce faible allongement. On a donc là une croissance propre au pédoncule que nous appellerons « croissance résiduelle pédonculaire » et que nous étudierons par la suite.

b) INFLUENCE DE L'ÂGE DU BOUTON

Toutes les expériences précédentes ont été réalisées, comme nous l'avons dit, sur des boutons portés par des pédoncules de 3 à 7 mm. de long, et, par conséquent, à peu près de même âge. Il nous reste à voir maintenant si l'âge du bouton opéré a une influence sur le développement ultérieur.

Dix-huitième expérience

Sur douze boutons d'âges divers, nous pratiquons la section totale au sommet de l'ovaire, comme dans la treizième expérience. Les plus jeunes boutons que nous ayons traité de cette façon avaient un pédoncule de 2 mm., les plus âgés étaient près de l'épanouissement. Dans tous les cas, les fleurs opérées ont cessé complètement de se développer; seul, le pédoncule s'est légèrement allongé.

Dix-neuvième expérience

Dix boutons d'âges divers subissent la section totale, mais passant juste en dessous de la tête stigmatique, seule partie du gynécée qui est enlevée. Ici encore, les plus jeunes boutons ont des pédoncules de 2 mm., les plus âgés sont presque épanouis. Trois des boutons les plus jeunes (pédoncules de 2,2 et 3 mm.) subissent un arrêt complet de développement et se dessèchent après un faible allongement du pédoncule. Les autres (pédoncules de 3 à 65 mm.) poursuivent un développement sensiblement normal, comme dans l'expérience 7. Dans deux de ces boutons (pédoncules de 5 et 8 mm.) cependant, il y a, pendant les premiers jours après l'opération, des courbures irrégulières du pédoncule qui disparaissent bientôt d'ailleurs.

Huitième conclusion

Il semble que les trois exceptions observées dans la dix-neuvième expérience soient simplement dues à une altération plus profonde des boutons très jeunes et, par conséquent, très fragiles, altération ayant atteint le sommet de l'ovaire et arrêté par suite le développement. Les expériences sur des boutons portés par des pédoncules de 2 mm. ou moins sont fortement entachées d'incertitude du fait, d'une part, de la fragilité des jeunes tissus et, d'autre part, de la difficulté de faire passer le plan de coupe au niveau désiré à quelques fractions de mm. près. On peut donc conclure, des expériences 18 et 19, que l'âge du bouton n'a pas d'influence sur les expériences exécutées, *à condition que le pédoncule ait au moins 2 mm. de long*. Les expériences sont irréalisables avec précision sur des boutons plus jeunes. On sait d'ailleurs, par les observations des généticiens sur la castration de la fleur, que cette opération est sans effet sur le développement ultérieur de la fleur et du fruit, à condition qu'elle ait lieu assez tard et à un moment qui varie avec les espèces.

§ 6. — Etude quantitative du développement

Nous avons vu que, dans les expériences où les pièces florales externes sont enlevées, l'allongement du pédoncule pouvait servir de critérium de la marche du développement. Nous avons effectué, dans certaines des expériences précédentes, la mesure de la vitesse de cet allongement et nous en donnons les résultats dans les tableaux ci-dessous. Pour mesurer la longueur du pédoncule, nous employons une étroite bandelette de bristol divisée en millimètres, que nous introduisons entre le pédoncule floral et une des stipules de la feuille axillante jusqu'à ce que sa pointe vienne butter contre la région de soudure de ces deux organes. On observe alors au binoculaire ou à l'œil nu le niveau atteint par la base des bractéoles qui sert de point de repère. En répétant cette mesure chaque jour, on peut dresser un tableau de croissance et traduire cette croissance en courbes. Les tableaux et courbes de croissance ci-dessous montrent nettement l'influence des différentes ablations sur le développement.

Les courbes de croissance des fleurs intactes (tableau I et fig. 49) montrent que la vitesse d'allongement du pédon-

cule augmente progressivement jusqu'à ce que ce dernier ait atteint une longueur de 25 mm. environ. A ce moment, cette vitesse est maximum et constante pendant une dizaine de jours et de l'ordre de 5 à 6 mm. par jour. C'est trois ou quatre jours avant la fin de cette période de croissance que se produit l'épanouissement de la fleur (indiqué sur chaque courbe par une flèche). Enfin, quand le pédoncule atteint 90

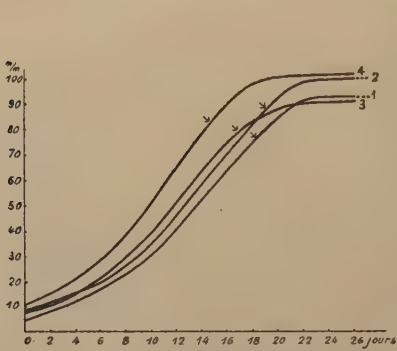


Fig. 49

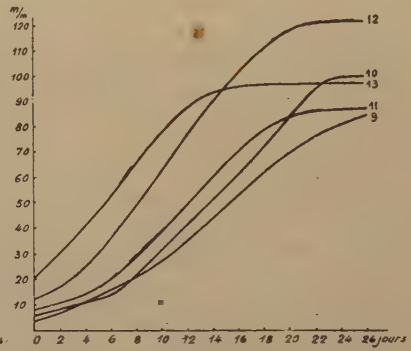


Fig. 51

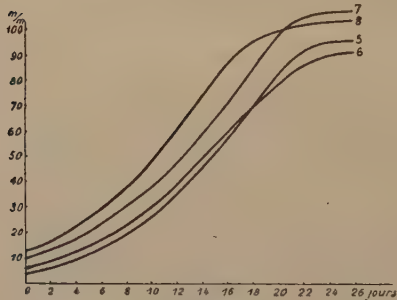


Fig. 50

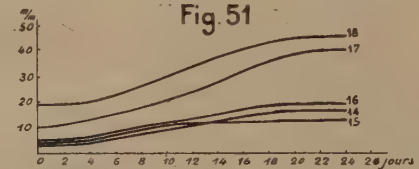


Fig. 52

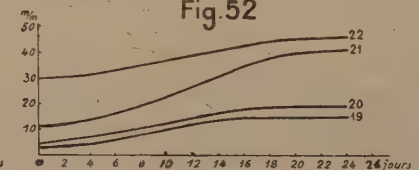


Fig. 53

à 100 mm., la croissance ralentit brusquement, puis cesse complètement. Les courbes de croissance ont donc une forme en S dont l'extrémité supérieure horizontale peut se trouver à des hauteurs variables selon les fleurs ; au contraire, dans toutes les courbes, la pente de la partie rectiligne médiane reste sensiblement constante (5 à 6 mm. par jour). Si donc la longueur finale du pédoncule varie dans d'assez larges proportions, pour différentes fleurs, la vitesse maximum de croissance est au contraire une constante ; c'est donc cette vitesse, c'est-à-dire la pente de la partie rectiligne de la

TABLEAU I
Fleurs intactes

Jours	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
Fleurs n° 1	5	8	12	17	23	30	42	52	63	73	84	91	91	91
2	8	12	15	21	28	34	48	58	70	80	91	98	99	99
3	8	10	14	21	30	39	52	63	73	82	88	90	90	90
4	11	15	21	28	38	50	66	78	90	98	100	100	100	100

TABLEAU II (Expérience 3)
Calice, corolle et androcée enlevés

Jours	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
Fleurs n° 5	4	6	9	14	20	27	36	46	57	71	85	92	95	95
6	6	8	12	17	22	30	39	50	61	71	81	87	90	90
7	9	13	18	24	30	38	48	60	73	88	98	104	105	105
8	12	15	23	30	36	50	62	75	88	95	100	102	102	102

TABLEAU III (Expérience 7)
Tête stigmatique enlevée

Jours	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
Fleurs n° 9	4	7	12	15	21	27	36	45	54	62	69	75	80	84
10	6	8	11	14	20	31	40	51	61	72	84	95	97	97
11	8	10	14	20	29	38	50	61	70	79	84	86	86	86
12	12	16	25	36	49	62	76	89	101	110	118	120	120	120
13	21	30	41	54	67	78	88	93	96	96	96	96	96	96

TABLEAU IV (Expérience 13)
Section totale au sommet de l'ovaire

Jours	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
Fleurs n° 14	3	3	4	6	7	8	10	12	14	15	16	16	16	16
15	4	4	5	7	9	10	11	12	12	12	12	12	12	12
16	4	4	5	7	8	10	12	14	16	17	18	18	18	18
17	10	11	13	15	17	20	23	26	33	36	38	40	40	40
18	19	19	20	23	26	30	34	37	40	43	45	45	45	45

TABLEAU V (Expérience 17)
Ablation totale de la fleur

Jours	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
Fleurs n° 19	3	3	4	6	8	10	12	13	14	14	14	14	14	14
20	5	6	7	8	10	12	14	16	17	18	18	18	18	18
21	12	12	14	16	19	23	27	30	33	36	38	40	40	40
22	30	30	31	33	35	36	38	40	42	44	45	45	45	45

courbe, qui doit nous servir de terme de comparaison dans les observations suivantes.

Le tableau II et les courbes correspondantes (fig. 50) montrent la croissance de fleurs dont on a enlevé le calice, la corolle et l'androcée. La marche de la croissance est en tout point comparable à celle des fleurs intactes.

De même, les courbes de la fig. 51 et le tableau III, qui se rapportent à des fleurs dont on a enlevé la tête stigmatique en sectionnant aussi le sommet des sépales et des pétales, comme dans l'expérience 7, présentent la même allure générale. Tout au plus pourrait-on noter que, dans les très jeunes boutons (fleur n° 10, par exemple), la croissance est un peu ralentie dans les cinq ou six jours qui suivent l'opération, mais la vitesse normale reprend bientôt et la partie rectiligne des courbes présente toujours une pente de 5 à 6 mm. par jour.

Si nous observons maintenant la croissance des fleurs qui ont été sectionnées au sommet de l'ovaire, comme dans l'expérience 13 (tableau IV et fig. 52), nous noterons au contraire des différences fondamentales avec la croissance normale. Tout d'abord, après l'opération, la croissance cesse complètement (fleurs 14, 15, 16, 18) ou presque (fleur 17) pendant deux ou trois jours et la partie inférieure de la courbe est horizontale, puis la croissance reprend, mais beaucoup plus lente que dans les fleurs normales et la pente maximum des courbes est de 1 à 2 mm. par jour; cette croissance dure dix à douze jours, puis cesse complètement quand les pédoncules sont encore loin d'avoir atteint leur longueur normale. Dans les boutons assez âgés (17 et 18) qui avaient presque atteint la période de croissance maximum avant l'opération, la pente de la partie médiane de la courbe semble être un peu plus grande que dans les boutons très jeunes (14, 15 et 16), qui n'étaient qu'au début de leur période de croissance au moment de l'opération. Mais, dans tous les cas, les courbes sont très nettement différentes des précédentes et fortement surbaissées par rapport à elles.

Il en est de même dans le tableau V et la figure 53, correspondant à l'ablation totale de la fleur (Expérience 17). Les courbes ont la même allure générale à faible pente que les précédentes. La croissance résiduelle pédonculaire après avoir cessé deux ou trois jours, reprend à raison de 1 à 2 mm. par jour, puis s'arrête dix à douze jours plus tard.

La comparaison des différents graphiques de croissance prouve à l'évidence que l'on a là deux familles de courbes; les unes normales (fig. 49, 50 et 51), les autres à pente beaucoup

plus faible (fig. 52 et 53). Les ablations des différentes parties de la fleur n'altèrent en rien la croissance tant que le sommet de l'ovaire est intact. Dès que celui-ci est enlevé, au contraire, la vitesse de croissance subit une chute brusque et se fixe à une nouvelle valeur plus faible qui se conserve même après l'ablation totale de la fleur. Il est donc bien évident que le sommet de l'ovaire joue un rôle capital dans la croissance de la fleur.

§ 7. — Croissance résiduelle pédonculaire

Nous avons vu, dans les observations précédentes, que, même après l'ablation totale de la fleur, le pédoncule présente encore une croissance faible et lente mais non nulle. Quelle est la nature de cette croissance résiduelle pédonculaire? Pour éclaircir ce point, nous avons prélevé un pédoncule de la dix-septième expérience quand sa croissance était terminée. Ce pédoncule avait 5 mm. de long au moment de l'ablation de la fleur et 18 mm. à la fin de sa croissance, douze jours plus tard. D'autre part, nous avons prélevé deux autres pédoncules développés normalement sous une fleur intacte, l'un de 5 mm., l'autre de 18 mm. pour les comparer aux stades initial et final du premier pédoncule. Ces trois échantillons ont été inclus à la paraffine suivant la technique employée en anatomie florale et coupés longitudinalement au microtome de façon à pouvoir y observer les modifications éventuelles des cellules.

Dans ces trois pédoncules, nous avons mesuré la longueur moyenne des cellules de certaines régions situées à des profondeurs variables à l'intérieur des tissus, les unes à la base du pédoncule, les autres à son sommet à peu près au niveau des bractéoles. Le tableau ci-dessous donne le résultat de ces mesures :

	BASE			SOMMET		
	Epiderme	Parenchyme cortical	Moelle	Epiderme	Parenchyme cortical	Moelle
Pédoncule frais de 5 ^m / _m	24	14	41	30	14	58
Pédoncule frais de 18 ^m / _m	97	53	128	32	17	58
Pédoncule sectionné ...	116	64	145	73	49	détruite

Les dimensions des cellules des pédoncules frais de 5 et 18 mm. permettent de comprendre comment s'opère la croissance normale de cet organe. Dans le pédoncule de 5 mm., toutes les cellules sont de petite taille; dans le pédoncule de 18 mm., les cellules du sommet ont les mêmes dimensions que dans le cas précédent; celles de la base, au contraire, se sont considérablement allongées, leur taille ayant à peu près quadruplé. On peut donc conclure que l'allongement normal du pédoncule se fait suivant deux processus différents: multiplication des cellules au sommet, élongation des cellules à la base. Or, dans le pédoncule de 5 mm., les cellules ont à peu près la même taille au sommet et à la base; dans celui de 18 mm., le passage de la région basale à grandes cellules à la région terminale à petites cellules se fait très progressivement vers le milieu de la longueur totale. On peut admettre que les deux processus de croissance agissent chacun sur la moitié environ de la longueur du pédoncule de 5 mm. Par conséquent, les 2,5 mm. inférieurs de ce dernier pédoncule, par quadruplement de la longueur des cellules, donneront les 10 mm. inférieurs du pédoncule de 18 mm. La moitié supérieure du premier pédoncule donne par multiplication cellulaire les 8 mm. supérieurs du deuxième pédoncule.

Si nous observons au contraire les cellules du pédoncule sectionné, nous constatons que, au sommet comme à la base, les cellules se sont toutes allongées et il n'y a plus de région méristématique à petites cellules. L'allongement a été tel que les cellules de la moelle sont complètement désorganisées au sommet. Dans la moitié inférieure du pédoncule, les cellules se sont allongées un peu plus que dans la croissance normale, mais ont sensiblement quadruplé ici encore. Dans la moitié supérieure, les cellules ont à peu près triplé de longueur. Par conséquent, ici, les 2,5 mm. inférieurs du pédoncule de 5 mm. ont donné, comme précédemment, les 10 mm. inférieurs du pédoncule final par élongation cellulaire; les 2,5 mm. supérieurs du pédoncule initial ont donné $2,5 \times 3 = 7,5$ mm. du pédoncule final. Le seul allongement cellulaire de ces deux régions donnera au pédoncule final une longueur de $10 + 7,5 = 17,5$ mm., sensiblement égal à la longueur réelle de ce pédoncule. C'est donc le seul allongement cellulaire qui a amené la croissance du pédoncule sectionné, sans intervention d'aucune activité méristématique.

Nous pouvons donc conclure que la multiplication cellulaire a cessé au moment de l'ablation de la fleur et que la croissance résiduelle pédonculaire est due uniquement à l'élonga-

tion des cellules préexistantes. Dans un pédoncule se développant normalement au contraire, la croissance est due partie à l'élongation cellulaire, partie à l'activité méristématique du sommet du pédoncule.

§ 8. — Conclusion de l'étude expérimentale

Les expériences qui viennent d'être décrites ne sont pas venues confirmer l'hypothèse que nous avons primitivement émise, d'après l'anatomie comparée de la fleur dans la famille, sur le rôle du style et du stigmate dans la morphologie florale; par contre, elles nous ont montré une série de faits très instructifs, susceptibles de nous faire comprendre comment se développe la fleur, et se rattachant étroitement à nos observations ontogéniques.

Le résultat le plus important de ces expériences a été de démontrer l'existence d'une région privilégiée commandant le développement de la fleur et qui est le sommet de l'ovaire. Ni les enveloppes florales, ni les étamines, ni le style, ni le stigmate ne jouent de rôle dans ce développement; on peut dire que ce sont tous des « organes induits », c'est-à-dire dont le développement est dirigé de l'extérieur, ces organes ne réglant aucun développement par eux-mêmes et étant de plus incapables de se développer de façon autonome. Le sommet de l'ovaire, au contraire, préside à la croissance générale de la fleur; on peut le considérer comme le « centre inducteur » du développement, c'est-à-dire le point d'où partent les agents, vraisemblablement hormonaux, commandant le développement de tous les autres organes. Ce centre inducteur agit essentiellement sur la multiplication des cellules plutôt que sur leur élongation; cela est certainement vrai pour le pédoncule et vraisemblablement aussi pour les autres pièces florales. Mais, si ce centre dirige la croissance générale de toutes les parties de la fleur, aucune des expériences entreprises ne démontre à coup sûr son rôle dans la morphogénèse, c'est-à-dire dans l'organisation primitive des toutes premières ébauches des pièces florales. Trois interprétations peuvent être données de ce fait. Ou bien la morphologie de la fleur, et en particulier sa zygomorphie, est déterminée de façon tout-à-fait différente de la croissance générale, indépendamment par conséquent du centre inducteur. Ou bien, la morphologie est bien déterminée par le centre inducteur, mais à une phase

beaucoup plus précoce du développement. Cette action précoce ne pourrait être alors mise en évidence par nos expériences, puisque les plus jeunes des boutons expérimentés sont déjà relativement développés et ont toutes leurs pièces déjà bien constituées. Ou bien, enfin, la morphogénèse est bien induite par le centre inducteur pendant toute la durée du développement, mais notre action sur lui est beaucoup trop brutale pour modifier seulement cette induction morphogénétique; elle ne peut que la supprimer complètement dès que le centre est touché.

La première de ces hypothèses nous semble peu vraisemblable. En effet, la morphogénèse et plus spécialement l'apparition de la zygomorphie sont dûs à des phénomènes de croissance inégale et par conséquent de multiplication cellulaire. Comme notre centre inducteur commande à coup sûr certaines divisions cellulaires (celles du pédoncule en particulier), il semble difficile d'admettre qu'un autre centre soit nécessaire pour régler d'autres divisions cellulaires. Rien dans nos expériences ne laisse soupçonner la possibilité d'un tel centre morphogénétique différent de notre centre inducteur. Il faut remarquer toutefois que la localisation du centre inducteur est évidemment beaucoup moins précise dans les premières phases du développement, quand l'ovaire n'est pas du tout ou à peine individualisé.

La deuxième hypothèse est plus vraisemblable, car à l'âge des boutons qui nous ont servi de matériel d'étude, la zygomorphie est déjà ébauchée, l'éperon pétalaire en particulier est bien constitué quoique petit. Mais pour vérifier cette hypothèse, il faudrait opérer sur des boutons beaucoup plus jeunes; on se heurte alors, comme nous l'avons vu, à des difficultés techniques que nous n'avons pu surmonter avec les moyens dont nous disposions. Cependant, même en admettant que l'essentiel de la morphologie zygomorphe soit déjà déterminé au moment où nous opérons nos boutons, il n'en reste pas moins que la suite du développement floral montre des inégalités considérables de croissance des différentes parties, inégalités qui semblent bien commandées par notre centre inducteur. La preuve nous en est donnée par l'arrêt de la croissance des éperons pétales et staminaux quand ce centre est supprimé (expérience 13).

Les deux dernières hypothèses doivent donc contenir toutes deux une part de vérité. Le centre inducteur doit agir sur le développement de la fleur pendant toute sa durée; sans doute, au début, son action est-elle plus essentielle dans la morpho-

génèse, au moment où quelques divisions cellulaires déterminent l'apparition des premières ébauches florales; mais cette même action morphogénétique se poursuit, quoique plus faiblement peut-être, pendant tout le développement de la fleur. Cependant, notre action sur ce centre est trop brutale pour modifier son fonctionnement, elle ne peut que l'arrêter. Nous n'agissons en somme que par « tout ou rien ». Cela s'explique facilement d'abord par la grossièreté de nos instruments au regard des minuscules cellules que nous voulons altérer. De plus, la croissance de la fleur est lente et chacune de nos expériences doit durer une vingtaine de jours pour être probante. Il est bien évident que, dans ces conditions, des phénomènes de cicatrisation ou simplement de compensation ont le temps de se produire sur la surface de section en modifiant ainsi plus ou moins considérablement l'action initiale de nos ablations. C'est ce qui se passe sans doute dans nos expériences 14 et 15. Une confirmation de ce point de vue nous est fournie par les quelques cas où on voit apparaître des courbures du pédoncule (expériences 13 et 14). Ces courbures se produisent accidentellement et nous n'avons pu les obtenir régulièrement à notre volonté; mais toujours, elles apparaissent dans les premiers jours qui suivent l'opération et disparaissent peu de temps après. Elles sont évidemment dues à une inégalité de croissance du pédoncule, qui peut s'expliquer par une inégalité temporaire de fonctionnement du centre inducteur. Au bout de quelques jours, les processus de cicatrisation atteignent peu à peu la totalité du centre supprimant toute induction sur la croissance. Le pédoncule se redresse alors par suite de la croissance résiduelle pédonculaire due à l'élongation cellulaire générale.

Il n'est pas certain d'ailleurs que le centre inducteur soit exclusivement limité au sommet de l'ovaire et nos observations ne nous permettent pas de conclure quoi que ce soit quant à sa taille. En effet, nos expériences nous ont montré que la moindre lésion de cette région amène un arrêt complet du fonctionnement. Il n'est donc pas absurde d'admettre que ce centre puisse occuper une partie plus ou moins grande de l'ovaire, en particulier son sommet, mais que la moindre lésion d'un point quelconque de ce centre amène rapidement un arrêt complet de son fonctionnement, et non une inégalité, ou seulement une inégalité très éphémère.

Si nous essayons maintenant de rapprocher les faits, que nous avons observés dans l'étude ontogénique de la fleur, et

le résultat de nos recherches expérimentales, nous serons amenés à quelques conclusions intéressantes.

Dans nos recherches expérimentales sur le développement de la fleur, les boutons auxquels nous faisons subir les différentes ablations avaient à peu près la structure décrite au chapitre II, au neuvième stade. Or, à ce stade, le sommet de l'ovaire est constitué par un bourrelet méristématique obturant le sommet de la cavité ovarienne. Ce tissu méristématique, nous l'avons vu, s'étend en outre suivant trois branches longitudinales placentaires. Ces trois branches et le bourrelet sont les seules régions de toute la fleur qui, à ce moment, ont conservé leur caractère méristématique, les ovules eux-mêmes commencent à perdre cette structure puisque les cellules-mères des sacs embryonnaires commencent à s'y individualiser. La conclusion de cette observation est alors évidente: *Le centre inducteur est constitué par le méristème ovarien*, le seul méristème persistant alors dans la fleur. Cette conclusion est en parfait accord avec ce que l'on sait déjà sur les régions productrices d'hormones de croissance, qui sont dans la très grande majorité des cas des régions méristématiques (BOYSEN-JENSEN, 1936). Or, on ne peut guère admettre, pour le centre inducteur, un autre mode d'action que le mode hormonal. La structure méristématique du centre n'a donc absolument rien de surprenant et nous sommes en droit de compléter notre étude expérimentale du centre inducteur en admettant que, pendant tout le développement de la fleur, il est constitué par le ou les méristèmes floraux. Par conséquent avant qu'apparaissent les premières ébauches des pièces florales, le plateau méristématique représente tout entier le centre inducteur. A vrai dire, ce terme lui convient mal à ce stade, puisque les organes induits font eux-mêmes partie de la région inductrice. Dès qu'apparaît la première ébauche du pistil (6^e stade), le méristème initial se dissocie en plusieurs régions méristématiques sépalaires, pétales, staminales et carpellaires. Il est vraisemblable que, à ce stade, chacune de ces régions joue un rôle inducteur, mais cette structure est de peu de durée, car, très rapidement (7^e stade), tous les massifs méristématiques externes cessent de fonctionner comme tels et seul subsiste celui du gynécée. A partir de ce moment, on peut dire que le centre inducteur est individualisé et constitué par toute l'ébauche du gynécée. Déjà à ce stade, où la fleur est encore parfaitement régulière, la croissance doit être dirigée par le centre inducteur ovarien même pour les pièces externes. Il est donc logique de penser que la zygomorphie, qui apparaîtra par la

suite, est commandée elle aussi par le centre inducteur qui est bien individualisé avant que la zygomorphie n'apparaisse. Dans la suite du développement, le centre inducteur n'est plus constitué par la totalité du gynécée, mais par une partie seulement. Le pistil s'élève au-dessus du réceptacle et les parois interplacentaires perdent vite le caractère méristématique (8^e stade). Le style et le stigmate, eux aussi, perdent, peu de temps après leur apparition, ce caractère; ils ne font donc pas partie du centre inducteur mais sont, eux aussi, des organes induits. Le centre inducteur a alors atteint sa constitution définitive: celle d'un bourrelet annulaire sus-ovarien d'où partent trois branches placentaires terminées en pointe vers le bas. Il va conserver cette forme pendant toute la durée du développement de la fleur jusqu'à ce que le fruit soit constitué, et pendant toute cette durée, il dirige la croissance de toutes les parties de la fleur et du jeune fruit ainsi que l'allongement du pédoncule. Mais, peu après la fécondation, le méristème sus-ovarien se transforme en tissu mécanique et doit, de ce fait, perdre son activité hormonale (12^e stade). En effet, à ce moment, la croissance, en particulier celle du pédoncule, qui était encore appréciable jusque-là, se ralentit puis s'arrête. Cela vient confirmer encore, s'il en était besoin, l'association que nous avons faite entre les caractères « méristématique » et « inducteur ». Cette disparition du centre inducteur en tant que tel peut être plus ou moins précoce. Nous avons vu, en effet, que chez *Viola elatior*, la différenciation du tissu mécanique a lieu bien plus tardivement que chez *Viola tricolor*, aussi la croissance (l'allongement du pédoncule, en particulier) dure-t-elle plus longtemps. Il y a une relation très nette et facile à voir ainsi entre le moment où la croissance cesse et le moment où le centre inducteur perd son caractère méristématique.

La comparaison du développement de la fleur avec les expériences par lesquelles nous avons mis en évidence le centre inducteur, nous permet donc de préciser dans une large mesure nos connaissances sur ce centre inducteur. Son existence et son fonctionnement entrent dans le cadre général de nos connaissances sur la formation et le rôle des hormones de croissance chez les végétaux. C'est simplement un cas particulier, intéressant la croissance de la fleur, assez peu étudiée de ce point de vue jusqu'ici.

TROISIÈME PARTIE

Conclusions Générales

Chacun des modes de recherches que nous avons appliqués à la fleur des Violacées: morphologie et anatomie comparées, ontogénie, comparaison avec l'appareil végétatif, tératologie, nous a amené à une série de conclusions partielles. Ces conclusions viennent souvent se confirmer, mais sont parfois en désaccord. Il nous faut donc maintenant rapprocher ces résultats partiels pour tenter de donner une réponse satisfaisante aux problèmes que nous nous sommes proposé de résoudre en commençant ce travail.

§ 1. — Valeur générale de la fleur

La question qui doit être traitée en premier lieu est celle de la valeur générale des pièces florales. Celles-ci sont-elles homologues des feuilles, comme le veut l'hypothèse classique ou, au contraire, la fleur constitue-t-elle un appareil distinct de l'appareil végétatif et sans homologie avec lui, comme le prétend GRÉGOIRE, par exemple, à la suite de plusieurs auteurs modernes? Nous avons trouvé, bien entendu, des analogies et des différences entre la fleur et la tige feuillée. Résumons-les ici rapidement.

Les caractères qui rapprochent feuilles et pièces florales sont les suivants :

Morphologiquement, il existe des formes intermédiaires qui établissent un passage assez progressif entre les sépales et les feuilles végétatives stipulées. On rencontre, en particulier, ces formes de transition dans les préfeuilles des rameaux, qui ne semblent pas pouvoir être considérées autrement que comme des feuilles modifiées par rapport au type végétatif normal.

L'étude du trajet des faisceaux vient confirmer en partie ces analogies et nous avons pu établir aussi une série assez conti-

nue de dispositions nervuraires reliant le pétale et le sépale à la feuille végétative. Là encore, les formes intermédiaires se rencontrent parmi les préfeuilles et les bractéoles florales. Il faut reconnaître, cependant, qu'il persiste parfois un doute dans les homologies à établir entre les différentes nervures par suite du développement relatif très variable que prennent celles-ci selon les organes considérés; une nervure, qui est de gros calibre dans une feuille, est réduite, dans une autre, à un faisceau petit et grêle qui semble tout à fait accessoire; c'est le cas, par exemple, pour les nervures que nous considérons comme les faisceaux d'anastomose de base foliaire, ou pour les faisceaux stipulaires dans les pétales.

Les arguments les plus importants, favorables à l'homologie de la fleur et d'une pousse feuillée, sont d'ordre tératologique. La tératologie, en effet, nous a appris deux choses: d'abord que toutes les pièces florales sont homologues entre elles; nous avons observé, en effet, de nombreuses formes de transition très progressive entre sépales, pétales et étamines et même une entre étamine et carpelle. Cela nous conduit à rejeter toutes les théories qui, comme celle de THOMPSON ou celle de GRÉGOIRE dans ses premiers travaux, considèrent que les sépales seuls ou les sépales et les pétales sont des feuilles transformées, mais que les étamines et les carpelles sont d'une autre nature. Les innombrables stamino-pétales ou pétalo-sépales que nous avons observés nous-même, ou qui sont décrits dans la bibliographie tératologique, sont en désaccord formel avec ces points de vue. La tératologie nous a ensuite montré un cas tout à fait exceptionnel où toutes les pièces florales internes: pétales, étamines et carpelles étaient munies de deux lobes latéraux à la base. Malgré l'unicité du cas observé par nous, il nous semble impossible de donner une autre interprétation à ces organes que celle de pièces stipulées.

L'ontogénie florale nous a permis aussi quelques rapprochements. Les deux principaux points analogues entre la feuille végétative et la pièce florale sont les suivants. Dans la feuille végétative, comme dans les pièces du périanthe et de l'androcée, la structure méristématique disparaît très tôt, avant même que la forme générale ne soit ébauchée; la croissance et l'acquisition de la forme définitive se font surtout par une élongation cellulaire considérable; les zones méristématiques sont toujours très réduites et localisées à certaines régions à forte croissance telles que les éperons staminaux, les oreillettes sépalaires, les pétioles foliaires; même dans ces régions, d'ail-

leurs, la structure méristématique disparaît bien avant que la taille définitive ne soit atteinte. Cette analagoie du développement ne s'applique pas au pistil où la structure méristématique persiste beaucoup plus longtemps.

L'ontogénie nous a montré enfin — ce que l'anatomie comparée nous avait déjà laissé entrevoir — que le faisceau principal des pièces florales se différencie à la fois dans le sens basipète et le sens basifuge à partir d'un point situé à la base de l'ébauche. Nous avons observé ce mode de différenciation pour tous les faisceaux floraux y compris ceux des carpelles et des placentas, et il est analogue à celui que l'on a souvent décrit pour la feuille végétative.

Mais notre étude nous a montré aussi des différences assez importantes entre la feuille végétative et la feuille florale; nous allons les examiner maintenant.

Les principales différences sont d'ordre ontogénique; c'est d'ailleurs surtout sur ce mode de recherches que se sont appuyés les auteurs qui ont attaqué la théorie foliaire de la fleur, en particulier GRÉGOIRE. La comparaison du sommet végétatif de la tige avec le méristème d'une très jeune ébauche florale nous a permis de vérifier les différences sur lesquelles GRÉGOIRE a insisté et a fondé sa théorie. Il y a ici deux différences essentielles. La première est la structure du méristème proprement dit; dans le sommet végétatif l'on peut, dans certaines préparations favorables, distinguer deux régions: le corps ou massif pléromatique, recouvert au sommet par la tunique; dans la jeune ébauche florale, au contraire, le méristème est constitué simplement par une calotte ou un plateau de petites cellules recouvrant le parenchyme, sans qu'il existe alors de massif pléromatique distinct. C'est là une différence de structure qui traduit évidemment une différence de fonctionnement; mais doit-on la considérer, en fait, comme une différence de nature? Car en somme qu'est-ce exactement que le massif pléromatique du sommet végétatif? C'est un groupe de cellules généralement peu nombreuses (une dizaine au maximum dans le cas de nos *Viola*) dont les divisions sont orientées surtout dans le sens longitudinal, ce qui engendre un empilement de cellules qui vont constituer le plérôme ou moëlle de la tige. Il faut remarquer cependant que, dans ce massif pléromatique, surtout à sa base, on peut observer des divisions cellulaires orientées dans d'autres directions; cela rend difficile et bien souvent arbitraire le tracé de la limite exacte entre le corps et la tunique et surtout entre le plérôme et le périblème. Mais dans les cas les plus favorables, la forme

du massif pléromatique est à peu près hémisphérique, parce qu'il est recouvert par la tunique qui a évidemment la forme d'une calotte hémisphérique, comme le sommet végétatif lui-même qu'elle constitue. Dans l'ébauche florale, au contraire, la forme hémisphérique disparaît très tôt et le méristème prend la forme d'un plateau où les recloisonnements ont lieu principalement dans le sens anticline vers le sommet, et péricline en profondeur; le plateau méristématique engendre ainsi en dessous de lui un empilement de cellules qui deviennent vite parenchymateuses, mais qui sont disposées en files longitudinales exactement comme celles qui proviennent de l'activité du massif pléromatique dans la tige. Il nous semble donc que les différences entre les méristèmes végétatifs et floraux ne doivent pas être considérées comme des différences de nature, mais seulement comme des différences de structure dues essentiellement au fait que l'ébauche florale est beaucoup plus élargie en diamètre que le sommet végétatif. Cet élargissement permet à la partie interne du méristème de prendre un plus grand développement et c'est cette région méristématique interne ou tout au moins sa région médiane, que l'on doit donc considérer comme homologue du petit massif pléromatique du sommet végétatif. Ces deux régions du méristème ne sont pas aussi distinctes dans la fleur que dans la tige parce qu'elles y sont superposées et non emboîtées. Il est donc vrai que, dans l'ébauche florale, on ne peut pas tracer de limite entre un plérome et un périblème; mais il est souvent tout aussi délicat de tracer cette limite dans le sommet végétatif, même dans les cas les plus favorables.

La deuxième différence porte sur la production des faisceaux procambiaux par le méristème floral. Alors que, dans le sommet végétatif, le procambium apparaît seulement après la différenciation des ébauches foliaires et en-dessous d'elles, dans l'ébauche florale, on trouve des cordons procambiaux qui sont en contact direct avec le méristème terminal avant toute différenciation morphologique des pièces florales. Ici encore c'est sans doute à l'élargissement du sommet floral que l'on doit attribuer la différenciation apparemment si précoce des premiers faisceaux procambiaux. Il existe en effet dans la fleur une période assez longue au début du développement, pendant laquelle le sommet s'élargit sans produire d'appendices et c'est à ce moment que les traînées procambiales se forment. Il ne s'agit donc pas là d'une différenciation précoce du procambium, mais bien plutôt d'un retard dans la différenciation morphologique des primordiums des appendices.

Cependant, l'existence de ces traînées procambiales ne traduit pas non plus, semble-t-il, une différence de nature, car nous avons montré, contrairement à ce qu'affirme GRÉGOIRE, que c'est seulement pour les premières pièces (trois sépales externes) que ces traînées procambiales se forment avant les ébauches. Pour les autres pièces, le procambium apparaît seulement à la base de l'ébauche et se différencie dans le sens basipète exactement comme dans la feuille. Les faisceaux floraux ne se *rendent* pas dans les pièces florales à partir du réceptacle, comme le dit GRÉGOIRE, ils descendent, au contraire, de ces pièces vers le bas pour constituer l'appareil réceptaculaire. C'est seulement la proximité des pièces florales, leur insertion sur un réceptacle élargi en plateau qui rendent très précoces les connexions vasculaires entre les différents faisceaux. Il y a donc effectivement des différences assez importantes entre un sommet végétatif et une ébauche de fleur; mais tous ces caractères opposés ne sont, à notre avis, qu'une conséquence des formes différentes de ces deux méristèmes.

Les différences morphologiques et anatomiques entre les feuilles végétatives et les feuilles florales, en particulier les étamines et les carpelles, sont évidemment considérables; mais nous avons vu qu'il existe des formes de transition assez nombreuses parmi les feuilles réduites de l'appareil végétatif. Nous avons vu, de même, que la tératologie nous fournissait des formes intermédiaires intéressantes; il faut cependant reconnaître que si les formes de transition entre les différentes feuilles florales, surtout des trois cycles externes, sont nombreuses, celles qui rapprochent les feuilles florales des feuilles végétatives typiques sont beaucoup plus exceptionnelles. GRÉGOIRE a insisté sur cette rareté des cas de prolifération et de transformation des pièces florales en feuilles végétatives; il en a conclu que ces cas tératologiques devaient être la conséquence non d'une simple altération du fonctionnement d'un méristème, mais au contraire de la formation d'un bourgeon adventif sur un méristème fondamentalement différent. C'est ce mode de formation compliqué qui expliquerait la rareté de ces formes tératologiques. Il est, bien entendu, impossible de résoudre ce problème directement. Etant donnée la rareté des fleurs à prolifération centrale, on a extrêmement peu de chance d'en observer une au moment où se forme le bourgeon adventif de tige, admis par GRÉGOIRE. Cependant, le seul cas de prolifération que nous avons pu étudier ne vient pas confirmer l'opinion de GRÉGOIRE. Les deux pièces, qui sont développées à la place du pistil, présentent indubitablement des

caractères histologiques de carpelle et des caractères morphologiques et anatomiques de feuille végétative. Selon l'hypothèse de GRÉGOIRE, ces deux feuilles qui sont stipulées et qui portent chacune à leur aisselle une fleur, tout comme une feuille végétative, proviendraient du bourgeon adventif; on ne comprendrait pas alors pourquoi le lobe médian possède cependant la structure histologique du carpelle. Il nous semble indubitable que l'on a réellement ici une de ces pièces intermédiaires entre carpelles et feuilles qui, selon GRÉGOIRE, ne peuvent pas exister.

De la comparaison entre les analogies et les différences qui existent entre l'appareil végétatif et l'appareil floral, nous pourrions conclure que les analogies sont beaucoup plus nombreuses que les différences et que l'explication classique de la fleur comme une pousse feuillée transformée est en accord avec un nombre de faits bien plus grand que l'hypothèse inverse de l'autonomie des deux parties. Les différences qui existent entre les deux doivent donc simplement être considérées comme des différences secondaires, et non comme des différences essentielles, traduisant une opposition fondamentale. Nous conserverons donc le point de vue classique: *la fleur est une pousse feuillée transformée dont les pièces florales sont les feuilles.*

Un deuxième point général doit être discuté maintenant: c'est celui qui a été mis en question, par exemple, par COULTER et CHAMBERLAIN (1903) ou par THOMAS (1934). Les pièces florales, et plus spécialement le carpelle, ne pourraient pas être comparées aux feuilles végétatives actuelles, car elles se seraient constituées chez les premiers ancêtres des Angiospermes, et c'est à ces feuilles ancestrales qu'il faudrait comparer les feuilles florales actuelles. Il nous est impossible, bien entendu, de discuter complètement cette hypothèse fondée sur la paléontologie que nous n'avons pu faire entrer en ligne de compte dans ce travail. Deux faits, cependant, ne semblent pas confirmer ce point de vue. Nous avons trouvé, en premier lieu, des formes intermédiaires entre carpelles et étamines, entre étamines et pétales, entre pétales et sépales. Toutes ces pièces sont donc homologues et on ne peut, par suite, attribuer au carpelle, comme le veut THOMAS, une origine différente de celle des autres pièces florales. De même, nous avons décrit de nombreuses formes de transition entre les pièces du périanthe et certaines feuilles végétatives (préfeuilles et bractées), puis entre ces dernières et les feuilles végétatives typiques. En second lieu, nous avons observé des formes tératologiques, où

les pièces florales étaient transformées en organes trilobés, stipulés, analogues, dans leurs grandes lignes, aux feuilles végétatives typiques. L'existence de ces formes de transition, normales ou tératologiques, entre les feuilles florales actuelles et les feuilles végétatives actuelles, est en contradiction avec le point de vue de COULTER et CHAMBERLAIN. Quand il y a retour de la feuille florale à son type origine, celui-ci se rapproche bien plus de la feuille végétative des Violacées que de la cupule des Caytoniales, par exemple, ou de toute autre feuille de lointains Angiospermes fossiles. Si donc on veut admettre, sur des bases paléontologiques, une origine lointaine pour les pièces florales, les rapports étroits qui existent entre feuilles végétatives et feuilles florales actuelles doivent amener à la conclusion que toutes deux ont évolué sur des voies très parallèles. Ces arguments ne peuvent suffire à faire rejeter cette hypothèse paléontologique, mais ils nous permettent seulement de conclure que, si elle est vraie, elle ne s'oppose pas catégoriquement, comme semble le penser ses auteurs, à l'établissement des homologues entre les différentes parties florales et végétatives des plantes actuelles.

§ 2. — Valeur spéciale des pièces florales

Ayant établi le bien fondé d'une comparaison entre toutes les pièces florales et toutes les feuilles végétatives actuelles, il nous reste à voir maintenant, dans le détail, les homologues que l'on peut établir entre ces deux groupes de feuilles.

SÉPALES

La tératologie et la comparaison morphologique et anatomique des sépales de *Viola* avec les feuilles végétatives, nous ont amené à conclure que ceux-ci sont constitués essentiellement par le lobe médian pétio-liminaire de la feuille; les lobes stipulaires, s'ils existent, y sont très réduits et ne comportent en général aucune nervure. Ceci étant établi pour le cas des *Viola*, où la structure du sépale est particulièrement compliquée, nous pourrions revenir sur nos premières conclusions établies sur l'anatomie comparée dans les différents genres de la famille. Nous avons distingué plusieurs types de sépales, que nous avons en première approximation homologués à des parties différentes de la feuille végétative. En fait, les quatre

types que nous avons distingués ne représentent que des variations secondaires par rapport à celui des *Viola*. Tous les sépales à trois nervures, qui sont les plus fréquents, sont constitués, comme ceux de *Viola*, par le lobe médian à trois nervures et peut-être par deux lobes stipulaires très réduits, et non par les trois lobes subégaux, comme nous l'avions supposé à l'origine. Il en est de même, bien entendu, des sépales à une seule nervure où, de toutes façons, les lobes stipulaires ne pouvaient être distingués par leur nervure. Quant aux rares sépales à nervation parallèle, bien que l'homologie ne puisse être établie directement, il semble que l'on puisse les considérer, eux aussi, comme ayant la même valeur morphologique; le lobe médian y posséderait seulement une nervation différente de celle du lobe médian de la feuille végétative. Le fait d'ailleurs que l'on trouve une telle nervation parallèle et une nervation à trois faisceaux dans des espèces assez voisines (*Rinorea ilicifolia* et *R. rubroincta*, par exemple) confirme ce point de vue.

Quant aux oreillettes, qui existent à la base des sépales des *Viola*, et dont la présence a été l'objet de nombreuses discussions, nous avons constaté, d'une part, qu'elles constituent une exception dans la famille, puisqu'elles n'existent que chez *Viola*; nous avons vu, d'autre part, que leur développement est tardif et secondaire, sur une lame primitivement entière. Nous en concluons donc qu'il ne s'agit pas ici d'une peltation de la feuille sépalaire, comme on le dit souvent; les oreillettes sont de simples appendices néoformés, comme ceux des étamines antérieures de *Viola*. Pas plus que l'on ne peut considérer l'étamine appendiculée comme un phyllome pelté, l'on ne peut non plus parler d'une peltation de la feuille sépalaire, malgré les apparences morphologiques. De ce fait, nous serons ainsi amené à rejeter l'hypothèse provisoire que nous avons émise dans notre premier chapitre au sujet des crêtes parenchymateuses qui se poursuivent le long du pédoncule en-dessous de l'insertion sépalaire dans certaines fleurs. Ces crêtes ne peuvent être considérées comme des formes de passage aux oreillettes des *Viola*, car leur origine et leur mode de formation sont certainement différents.

PÉTALES

C'est, de même, par la tératologie et la comparaison anatomique avec les feuilles végétatives, que nous sommes arrivé

à une interprétation des pétales; et nous avons abouti à cette conclusion que, chez *Viola*, les pétales sont constitués essentiellement par le lobe médian pétio-limbaire, mais que, à celui-ci, s'adjoignent latéralement les deux lobes latéraux stipulaires. Ceux-ci présentent, dans les différents pétales de *Viola*, un développement variable de leur appareil vasculaire, puisqu'ils comportent une nervure petite et grêle dans le pétale antérieur et aucun faisceau dans les pétales postérieurs.

L'étude d'anatomie comparée de la fleur nous permet d'étendre cette interprétation à l'ensemble de la famille. Dans les pétales à cinq nervures, qui sont assez fréquents, les trois nervures médianes représentent celles du lobe médian et les deux latérales, celles des lobes stipulaires de développement assez variable. Les nombreux pétales à trois nervures doivent être considérés comme ayant sans doute la même valeur morphologique, mais les lobes latéraux n'ont pas d'appareil vasculaire. Il en serait de même aussi des pétales uninerviés. Notons cependant que, dans ces deux derniers cas, l'étude des nervures est impuissante à nous prouver à elle seule l'existence des lobes stipulaires dans les pétales, et ce n'est que par analogie que nous étendons à tous les cas la conclusion établie pour les pétales de *Viola*. Quant à l'éperon existant dans un certain nombre de genres, il est le résultat d'une croissance intercalaire intéressant toute l'épaisseur de la base du pétale, mais sur une longueur et une largeur très variables. Cette croissance se trouve localisée, par suite, à la base du lobe médian; on peut donc assez justement la comparer, comme le fait BUGNON, à l'élongation qui donne naissance au pétiole dans la feuille végétative. Nous remarquerons cependant que la localisation de l'élongation intercalaire, dans le pétale antérieur, est moins précise et plus variable que celle du pétiole et qu'il y a ainsi plutôt une analogie dans le mode de formation qu'une véritable homologie. Nous rejetterons enfin toutes les hypothèses suivant lesquelles le pétale antérieur est de nature multiple. Aucune de nos observations n'est venue confirmer un tel point de vue; nous considérons donc que le pétale antérieur, comme les autres, est constitué par une seule feuille florale.

ETAMINES

La tératologie nous a démontré que, dans les étamines, le lobe médian, à lui seul, semble former la totalité de l'organe. Les lobes stipulaires ne prennent pas de part visible à la cons-

titution de l'étamine normale, nous rejetterons ainsi le point de vue de BUGNON: les sacs polliniques ne sont pas constitués par les lobes stipulaires. L'écaille supérieure, qui surmonte l'anthère de toutes les Violacées, représente le limbe de la feuille staminale, comme cela est abondamment démontré par le développement tératologique fréquent de cette écaille en une lame blanche ou colorée, semblable à celle des pétales. Les sacs polliniques sont, dans tous les cas, formés à la base du lobe médian, c'est-à-dire dans une zone correspondant à la région pétioleaire de la feuille végétative. Dans toutes les observations que nous avons faites, nous n'avons pu établir aucune homologie entre les sacs polliniques et une partie quelconque de la feuille végétative. Nous en concluons donc que les sacs polliniques sont des néoformations sans homologues. Pour nous, l'étamine doit être considérée comme une feuille florale qui se distingue des autres par le fait qu'elle porte ces organes reproducteurs spéciaux que sont les sacs polliniques. C'est pour ces sacs seulement qu'il nous semble vain de rechercher les homologies entre feuilles et étamines actuelles. Nous inclinerons alors, sur ce point particulier, à chercher une solution dans les formes ancestrales, et à comparer le sac pollinique aux sores de sporanges des Fougères, par exemple, comme on l'a si souvent fait. Mais c'est là une analogie lointaine hors du domaine de nos recherches dans ce travail.

Enfin, les étamines des Violacées portent très fréquemment des appendices dorsaux plus ou moins développés insérés vers la base du filet. L'anatomie comparée de la fleur nous a prouvé que ces appendices, quand ils existent, sont homologues entre eux dans toutes les fleurs de Violacées. Or, nous avons montré, dans le cas des *Viola*, que ces appendices se forment tardivement et secondairement, comme les oreillettes des sépales, par exemple, auxquelles on peut les homologuer. Ils sont le résultat d'une croissance intercalaire localisée à la face externe du filet. Nous avons pu établir, d'autre part, qu'il y avait une analogie de développement, et des formes tératologiques de transition, entre les appendices staminaux, les oreillettes sépalaires et l'éperon pétalaire; on peut donc sans doute homologuer tous ces organes entre eux, mais non au pétiole de la feuille végétative qui ne peut être considéré que comme un organe analogue, quant à son mode de formation.

PISTIL

C'est l'interprétation du pistil qui est le problème le plus délicat à résoudre et nous avons vu nous-même que les différents modes de recherches que nous avons employés nous ont amené à des conclusions parfois divergentes. Nous pouvons cependant tenter d'en faire une synthèse ici.

Tout d'abord, il nous semble hors de doute que le pistil est constitué par trois carpelles en général, ou plus exactement par autant de carpelles qu'il y a de nervures interplacentaires à la base de l'ovaire. L'hypothèse de BUGNON d'une seule feuille carpellaire n'a pu être vérifiée par l'ensemble de nos recherches. De même, nous repousserons le point de vue de HUISGEN, basé sur la déhiscence du fruit, et selon lequel chaque carpelle porte les placentas sur sa ligne médiane. Toutes nos observations anatomiques nous ont montré que c'étaient les nervures interplacentaires qui étaient les nervures principales des carpelles et non les nervures placentaires; le seul argument de la déhiscence, malgré sa constance dans la famille, est tout-à-fait insuffisant. Quant à l'hypothèse de SAUNDERS de six carpelles: trois fertiles et trois stériles, elle met en question la valeur des placentas et c'est ce point que nous allons discuter maintenant.

De toutes nos observations, il ressort que les placentas présentent une grande indépendance tant anatomique qu'ontogénique par rapport aux parois carpellaires, et il est compréhensible que, à première vue, cette indépendance ait pu permettre de les faire considérer comme des feuilles distinctes. Cependant, deux points principaux s'opposent à cette manière de voir. Le premier est d'ordre anatomique: si, dans certaines fleurs régulières, que l'on peut considérer comme primitives, les faisceaux placentaires s'insèrent sur l'appareil vasculaire du réceptacle comme les faisceaux carpellaires eux-mêmes, dans les formes plus évoluées, et en particulier dans presque toutes les fleurs zygomorphes, les nervures placentaires forment un plexus sous-ovarien indépendant, au moins à l'origine, du reste de l'appareil vasculaire; or nous n'avons jamais rencontré de feuilles dont la nervure médiane forme, à sa base, un organe analogue, même de loin, au plexus. Le deuxième point est d'ordre tératologique: nous avons décrit un stamino-carpelle dans lequel un ovule et un faisceau placentaire rudimentaires étaient développés à la place d'un sac pollinique. Or il est évident, même pour SAUNDERS, qu'une étamine

est un organe simple, il doit donc en être de même pour le stamino-carpelle avec son placenta, et par suite pour le carpelle avec ses placentas. Pour ces raisons, il ne nous est donc pas possible de considérer chaque placenta comme une feuille indépendante. C'est d'ailleurs, à notre avis, une recherche vaine que celle des homologues précises entre le placenta et une partie quelconque de l'appareil végétatif. L'ensemble de nos recherches anatomiques comparées, ontogéniques et tératologiques nous amène à cette conclusion que les placentas sont des organes développés dans les régions marginales des feuilles carpellaires; mais les faisceaux libéro-ligneux qui parcourent cette région sont sans homologues avec aucun faisceau de feuille végétative ou florale; il en est de même pour les autres tissus de cette région, tels que, par exemple, le tissu méristématique qui donne plus tard naissance au tissu mécanique. Le placenta est, pour nous, une néoformation qui se produit, dans le cas présent, au niveau de la région marginale des carpelles, mais qui n'est pas purement et simplement la marge de la feuille elle-même. Nous appliquerons ainsi au placenta la conclusion que nous avons déjà adoptée pour les sacs polliniques, et la tératologie nous a d'ailleurs prouvé le bien fondé de ce rapprochement. Cette interprétation explique facilement l'indépendance anatomique et ontogénique que nous avons partout constatée entre le placenta et le reste du carpelle. Si le placenta était une partie constitutive essentielle de la feuille carpellaire, nous aurions dû observer, entre les deux, des rapports plus étroits et surtout plus constants; nous avons vu, au contraire, combien ils étaient lâches et variables. A notre avis, les faisceaux placentaires ne se sont développés que sous l'action des ovules de la même façon que sous l'action de la piqure d'un insecte, des éléments vasculaires néoformés se développent parfois dans les galles.

Quant au style et au stigmate, l'anatomie comparée, de même que la tératologie, nous ont montré qu'ils devaient être constitués par les extrémités de tous les carpelles constitutifs, même dans les cas où une seule nervure les parcourt. Cette conclusion, qui vient corroborer ce que nous avons déjà dit pour les stipules dans les pétales et les sépales, nous conduit encore à remarquer que la seule étude du trajet des faisceaux libéro-ligneux est incapable, à elle seule, de permettre l'établissement des homologues foliaires. Nous avons vu, en effet, dans le style, et aussi d'ailleurs dans l'ovaire, qu'une pièce telle que le carpelle peut, dans certaines régions, n'être représentée que par du parenchyme sans appareil vasculaire. L'ana-

tomie seule, de même que la morphologie seule (par exemple, pour le stigmaté de *Schweiggeria*), ne peut aboutir à des conclusions certaines, surtout si elle est appliquée à un nombre trop limité d'espèces.

§ 3. — Rôle de l'axe dans la constitution de la fleur

Presque depuis l'origine des études de morphologie et d'anatomie florales, la question du rôle relatif de l'axe et des appendices dans la constitution de la fleur est débattue ; elle a reçu, de ce fait, un grand nombre de solutions différentes. Cette diversité des solutions provient, en fait, d'une cause unique qui est l'absence de critérium général permettant de reconnaître pratiquement et dans tous les cas un axe et ses appendices. Cette notion d'axe et d'appendice a une origine morphologique et a été établie sur des exemples où la morphologie seule permettait d'aboutir à une conclusion paraissant certaine. Mais, dans tous les cas où la morphologie comparée, par suite de complications des formes, ne permet pas d'aboutir à une solution, on doit faire appel à d'autres moyens d'investigation ; on considère alors qu'un caractère d'ordre anatomique ou ontogénique, par exemple, est propre à l'axe ou à l'appendice et peut servir à le définir ; mais c'est là un élargissement des concepts d'axe et d'appendice et, le plus souvent, ces caractères, que l'on considère comme propres à l'une des parties, n'existent pas dans certains cas ce qui rend illusoire toute généralisation.

C'est ainsi, par exemple, que le sens de la différenciation vasculaire a été utilisé comme critérium permettant de reconnaître un axe et un appendice. On a souvent observé que, dans l'appendice, la différenciation du faisceau procambial principal a lieu à la fois vers le haut dans la partie supérieure libre de la feuille et vers le bas dans sa partie inférieure ; comme cette différenciation basipète peut se poursuivre longuement dans la tige pour constituer ce que l'on appelle les traces foliaires, on en a conclu que la tige pouvait être considérée comme une simple association des bases foliaires (théorie du phyton, phyllorhize de CHAUVEAUD). Réciproquement, on a observé dans des axes sans appendices que l'appareil vasculaire propre à l'axe se différencie évidemment dans le sens de la croissance de celui-ci, c'est-à-dire dans le sens basifuge. C'est en partie sur cette différenciation basifuge axiale, analogue à celle qui existe dans la partie supérieure de la

feuille, qu'a été établie la théorie selon laquelle l'appendice serait formé par une ramification de l'axe (POTONIE, LIGNIER).

En étudiant le développement des *Viola*, nous avons observé dans le réceptacle des faisceaux à différenciation basipète au-dessus des anastomoses transverses réceptaculaires et d'autres faisceaux à différenciation basifuge en-dessous de ces mêmes anastomoses. Si nous admettions la valeur de ce critérium, nous serions conduit, dans le cas particulier des *Viola*, à considérer que tout ce qui se trouve au-dessus de ces anastomoses représente des régions appendiculaires et que tout ce qui se trouve au-dessous de ce niveau appartient à l'axe. Mais, l'extension de cette conclusion aux autres fleurs de la famille n'est pas possible. En effet, dans la plupart des fleurs de Violacées, les anastomoses réceptaculaires n'existent pas et ne permettent donc pas de tracer cette limite; de plus, nous avons pu observer, dans quelques cas, des faisceaux à différenciation basipète se prolongeant longuement dans le réceptacle. Si nous considérons, à cause de cette différenciation, que toute la région parcourue par ces faisceaux est de nature appendiculaire, nous serions amené à conclure que tout le réceptacle et, par suite, tout le pédoncule floral, qui n'en est séparé par aucune limite nette, sont constitués par la concrescence des pièces florales. Cette conclusion purement phytoniste est difficile à admettre, car elle conduit à rejeter l'existence de l'axe en tant qu'unité morphologique distincte et primordiale; elle se trouve par suite en contradiction d'abord avec l'observation, dans la fleur des *Viola* d'un axe autonome reconnaissable au cours du développement et ensuite avec l'existence connue d'axes sans appendices (*Rhynia*).

Le critérium anatomique de l'orientation des faisceaux, employé par VAN TIEGHEM et ses successeurs, se heurte aux mêmes difficultés. Dans les *Viola* et quelques autres genres évolués, le niveau du plexus sous-ovarien permet de séparer une région basale représentant la tige où la symétrie des faisceaux est axiale et une région supérieure appendiculaire où les faisceaux perdent cette symétrie. Mais partout où ce plexus n'existe pas, les faisceaux appendiculaires passent progressivement vers le bas aux faisceaux caulinaires et il n'est pas possible de tracer une limite quelconque entre la région axiale et la région appendiculaire.

Un autre critérium peut être utilisé pour déterminer le rôle relatif de l'axe et des appendices, c'est celui de l'évolution des méristèmes. On peut en effet considérer, comme l'ont fait GOEBEL ou TROLL, par exemple, que l'un des caractères pro-

pres à l'axe est la persistance du méristème terminal; dans l'appendice, au contraire, le méristème est moins bien localisé et a une durée éphémère. Ce caractère ne semble guère applicable non plus à la fleur des Violacées puisque nous avons vu, dans le cas des *Viola*, que tous les méristèmes finissent par disparaître plus ou moins tôt. L'absence de méristème dans le fond de la cavité ovarienne, qui représente morphologiquement le sommet de l'axe, peut s'expliquer soit par la disparition exceptionnelle de ce méristème axial, et alors ce critérium perd toute valeur, soit par le fait que le sommet de l'axe est recouvert par une région appendiculaire résultant de la conrescence des bases carpellaires. Dans cette dernière hypothèse, il faudrait alors considérer que le plexus sous-ovarien représenterait la région du méristème terminal, celui-ci étant profondément modifié, et transformé secondairement en région vasculaire. La persistance pendant un temps plus long de la structure méristématique dans les régions placentaires pourrait être considérée, de ce point de vue, comme une preuve à l'appui de la vieille théorie qui considère les placentas comme des ramifications de l'axe. Mais là encore, l'extension de cette hypothèse aux autres fleurs de Violacées n'est pas possible puisque cette structure méristématique des placentas n'est pas un caractère constant dans la famille.

D'autres auteurs enfin, s'appuyant principalement sur la phylogénie (HAGERUP, 1938, EMBERGER, 1944) et tenant compte du fait que, dans les végétaux primitifs sans feuilles, les sporanges sont portés par les sommets des axes, considèrent qu'il doit en être de même dans tous les végétaux. Par conséquent, dans les plantes à fleurs, les placentas et les étamines au moins, seraient, en totalité ou en partie, de nature axiale parce qu'ils portent eux aussi les sporanges. Nous n'avons pu trouver, dans le cas particulier des Violacées, de confirmation de ce point de vue. Le développement, qui est souvent utilisé pour confirmer cette théorie chez les Végétaux actuels (AGARDH, HAGERUP), ne nous a pas montré de caractères généraux permettant de reconnaître la nature axiale des placentas ou des étamines. Dans ces dernières, en particulier, les sacs polliniques apparaissent dès l'origine à la base de la face interne de la lame staminale et non à son sommet, et aucun caractère anatomique ne permet de reconnaître une conrescence d'une partie axiale et d'une partie appendiculaire. De plus, la tératologie ne nous a jamais montré la moindre tendance à une disjonction entre les parties reproductrices, qui seraient de nature axiale, et les parties appendiculaires qui

leur seraient adjointes. Bien au contraire, quand nous avons observé des anomalies des pièces reproductrices, c'était, le plus souvent, un retour vers le type foliaire. Tout ce que nous avons dit plus haut sur la valeur morphologique des pièces florales et sur les homologues qui les relient d'une part les unes aux autres et, d'autre part, aux feuilles végétatives nous autorise donc à rejeter cette théorie de la fleur dans le cas des Violacées où rien ne vient la confirmer.

Nous concluons donc que les critères anatomiques, ontogéniques, tératologiques ou phylogéniques, qu'on pourrait chercher à employer pour tenter de tracer une limite entre l'axe et les appendices qu'il porte, ne sont applicables qu'à quelques cas particuliers; leur extension à d'autres cas conduit à édifier des théories compliquées qui font appel à des modifications non vérifiables des différentes parties de la plante et qui restent ainsi totalement hypothétiques. Il nous semble donc plus logique de conserver ici, malgré son imprécision, la seule définition morphologique fondamentale de l'axe et de l'appendice. Nous considérerons alors que le réceptacle représente le sommet de l'axe un peu élargi et les pièces florales les appendices, sans que nous puissions tracer de limite nette entre les deux. De même nous admettrons, comme l'hypothèse la plus vraisemblable et la moins compliquée que les ovaires partiellement infères et les bases communes à plusieurs pièces florales (tubes staminaux ou pétales) résultent de la soudure des appendices et non de déformations de l'axe que rien ne peut prouver.

§ 4. — L'évolution de la morphologie florale des Violacées

Nos recherches d'anatomie florale comparée nous ont permis de mettre en évidence un fait entièrement nouveau concernant l'évolution de la fleur. Alors que l'opinion très généralement admise est que, quand il y a évolution de l'actinomorphic à la zygomorphie, celle-ci intéresse en premier lieu la corolle, puis les étamines et les sépales et tout-à-fait en dernier lieu le pistil, nous avons démontré que, chez les Violacées, c'est exactement l'inverse qui se passe: la zygomorphie intéresse le pistil bien avant qu'une irrégularité quelconque n'apparaisse dans les cycles externes. Contrairement aux idées couramment admises, le pistil est, dans cette famille, le verticille le plus rapidement et le plus fortement atteint par l'évolution générale de la fleur de la régularité vers la symétrie bilatérale.

Cette observation nous a permis, en outre, de mettre en évidence un deuxième point s'opposant aux conceptions courantes. Très généralement on admet que l'appareil vasculaire, qui constitue le « squelette » du végétal, en est aussi la partie la moins modifiable, la plus conservatrice des structures ancestrales. C'est sur ce principe, plus ou moins explicitement exprimé, qu'est fondée la majeure partie des recherches d'anatomie comparée. Là où la morphologie se montre impuissante, on fait appel aux rapports des éléments vasculaires entre eux pour résoudre les problèmes auxquels la morphologie ne peut apporter de solution. Or, l'étude comparée du pistil chez les Violacées, et plus spécialement du style et du stigmate, nous a montré que c'est au contraire l'appareil vasculaire de ces organes qui est le premier touché par la zygomorphie, avant même que celle-ci n'apparaisse morphologiquement. Dans le cas présent, par conséquent, le système conducteur ne représente pas du tout la partie conservatrice des structures archaïques, mais bien au contraire la partie la plus variable et la première atteinte par l'évolution. Cette constatation nous amène ainsi à nous poser la question : quelle est la valeur de l'anatomie comparée comme moyen d'étude ? Si l'appareil vasculaire est, dans certains cas au moins, tellement labile, est-il logique de se fonder sur sa structure pour l'établissement des homologues entre les différents organes ? Notre étude devrait nous faire répondre par la négative. En fait, il serait excessif d'aller ainsi d'un extrême à l'autre. L'anatomie comparée reste un moyen capital d'investigation, car les cas analogues à celui du style des Violacées sont peut-être rares. Nous devons cependant reconnaître que ce mode de recherches ne doit pas être considéré comme le seul capable de tout résoudre, contrairement à ce que certains auteurs, tels que SAUNDERS, admettent couramment à l'heure actuelle. On est alors en droit de mettre en doute une conclusion, si elle est basée sur l'unique observation du trajet des faisceaux libéro-ligneux, et si aucun autre fait morphologique, tératologique, ontogénique ou autre ne vient la corroborer. En somme, l'anatomie comparée reste *un* moyen d'étude, mais non *le* moyen d'étude, et ses conclusions doivent être discutées tout aussi bien que celles des observations morphologiques, tératologiques ou ontogéniques. Et ce fait, mis en évidence dans le style et le stigmate, vient éclairer ceux que nous avons observés dans les pétales, par exemple, où nous avons admis l'existence de lobes stipulaires sans faisceaux libéro-ligneux.

§ 5. — Le centre organisateur

L'importance du pistil dans l'évolution générale de la fleur des Violacées, nous a conduit à rechercher si l'on pouvait mettre en évidence, d'une manière ou d'une autre, une partie déterminée du pistil qui réglerait le développement de la fleur et par suite sa forme générale. Nous avons constaté, en premier lieu, par l'étude du développement de la fleur, que, dans le pistil et en particulier au sommet de l'ovaire, il persiste pendant la totalité du développement floral un méristème qui se transforme, par développement et différenciation de ses cellules, seulement au moment de la formation du fruit. En second lieu, par des expériences physiologiques, nous avons démontré que l'ablation de cette région entraînait l'arrêt du développement de la fleur. Nous avons ainsi pu conclure que ce développement était commandé par la région méristématique sus-ovarienne à laquelle nous avons donné le nom de « centre organisateur ». L'existence de ce centre organisateur est un fait nouveau et particulièrement important pour expliquer la croissance, la forme et l'évolution de la fleur. Nous devons reconnaître cependant que, dans cette voie, nous ne sommes arrivés qu'à des résultats partiels, en ce sens que nos expériences n'ont pu modifier le fonctionnement de ce centre, mais ont pu seulement l'arrêter. Nous ne sommes pas parvenus ainsi à modifier la forme de la fleur, c'est-à-dire la croissance des parties séparées, mais simplement à arrêter la croissance générale. Le centre organisateur, tel que nos recherches l'ont mis en évidence, ne peut donc être considéré jusqu'à maintenant que comme le centre régularisateur de la croissance, et non comme le centre organisateur de la morphologie florale. Peut-être des recherches ultérieures dans cette voie et faites sur d'autres fleurs seraient-elles susceptibles de donner des résultats plus précis.

L'existence de ce centre organisateur, de structure méristématique et dont l'absence entraîne l'arrêt de la croissance, fait ainsi apparaître, dans la fleur, ce que l'on connaît déjà dans l'appareil végétatif, où de nombreux travaux ont mis en évidence la production d'hormones de croissance principalement par les méristèmes. C'est donc là un caractère physiologique qui établit un lien de plus entre la fleur et la tige feuillée, en étendant à celle-là ce que l'on connaissait déjà dans celle-ci.

BIBLIOGRAPHIE

- AGARDH (C. A.). — Lehrbuch der Botanik, I. Copenhagen, 1831.
- AMANN (J.). — Neue Beobachtungsmedien (*Zeitschr. f. wiss. Mikr.*, 1899, **16**, p. 38).
- ARBER (A.). — Studies in floral morphology, II et III (*New Phytol.*, 1931, **30**, p. 172-203 et 317-354).
- The interpretation of the flower. A study of some aspects of morphological thought (*Biol. Rev.*, 1937, **12**, p. 157-184).
- ARBER (E.A.N.) et PARKIN (J.). — On the origin of Angiosperms. The relationship of the Angiosperms to the Gnetales (*Ann. of Bot.*, 1908, **22**).
- ARNAL (C.). — Sur un cas de diaphyse racémipare chez *Viola silvestris* (*Bull. Soc. bot. de France*, 1941, **88**, p. 669-676).
- Sur la structure du gynécée de deux *Rinorea* (*C.R. Acad. Sc.*, 1941, **212**, p. 1162).
- Sur la morphologie florale de quelques espèces de *Rinorea* (*C. R. Acad. Sc.*, 1942, **215**, p. 25).
- Sur l'anatomie du style et du stigmate chez les Violacées (*Bull. scient. de Bourgogne*, 1943, **10**, I, p. 5-15).
- BARNEOUD (M.). — Mémoire sur le développement des corolles anormales chez les Violariées (*Ann. Sc. Nat.*, 1846, 3^e série, **6**, p. 282-284).
- BECKER (W.). — *Viola* (in ENGLER, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2 éd., 1925, **21**, p. 363).
- BENTHAM (G.) et HOOKER (J. D.). — *Genera plantarum* I. London 1862.
- BERGDOLT (E.). — Morphologische und physiologische Untersuchungen über *Viola* (*Botan. Abhandl.*, 1932, **20**, p. 120).
- BERTRAND (C. E.). — Théorie du faisceau (*Bull. scient. du dép. du Nord*, 1880, 3^e année, p. 50-64, 116-134, 165-185).
- Définition des membres des plantes vasculaires (*Arch. bot. du Nord de la France*, 1881, **1**).

- BLAKE (S. F.). — Revision of the american species of *Rinorea* (*Contrib. from the U.-S. National Herbarium*, 1924, 20, 13, p. 491-528).
- BLISS (M. C.). — A contribution to the life history of *Viola* (*Ann. of Bot.*, 1912, 26, p. 156-164).
- BOYSEN-JENSEN (P.). — Growth hormones in plants. New-York and London, 1936.
- BRANDT (M.). — ENGLER: *Bot. Jahr.*, 1914, 50, p. 405.
- BUDER (J.). — Ueber den Bau des phanerogamen Sprossvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimaeren-theorie. (*Ber. deut. Bot. Ges.*, 1928, 46).
- BUGNON (P.). — Homologies foliaires chez la Violette odorante.
I. Feuilles végétatives, préfeuilles et bractées (*C. R. Acad. Sc.*, 1925, 180, p. 682).
II. Sépales et pétales (*Ibid.*, p. 1042).
III. Etamines et carpelles (*Ibid.*, p. 1174).
— Pododes et protophyllodes végétatifs (*C. R. 49^e session de l'A.F.A.S.*, Grenoble, 1926 a, p. 366-368).
— La théorie du polymorphisme carpellaire et le cas des *Drosera* (*Bull. Soc. bot. de France*, 1926 b, 73, p. 22-26).
— Les bases anatomiques de la concrescence congénitale (*Ibid.* 1928 a, 75, p. 25-33).
— La concrescence congénitale n'est pas encore devenue un fait indiscutable (*Ibid.* 1928 b, 75, p. 740-748).
- CANDOLLE (A. P. DE). — Théorie élémentaire de la Botanique, Paris, 1813.
— Organographie végétale, 2 vol., Paris, 1827.
- CELAKOVSKY (L.). — Ueber die Cupula und den Cupularfruchtknoten (*Oest. bot. Zeitschr.*, 1874, 24).
— Vergleichende Darstellung der Plazenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen (*Abh. Böhm. Ges. Wiss*, 1876, 8).
— Ueber den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. Prag, 1900.
— Die Gliederung der Kaulom (*Bot. Zeit.*, 1901).
- CHAUVEAUD (G.). — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 1911, 9^e série, 13, p. 114-436).
— La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie. Paris, 1921.
- CHEVALIER (A.). — Flore vivante de l'A.O.F., 1, Mus. nation. Hist. nat. Paris, 1938.
- COULTER (J.). — Evolutionnary tendency among Gymnosperms (*Bot. Gaz.*, 1909, 48).
- COULTER (J) et CHAMBERLAIN (C. J.). — Morphology of Angiosperms. Chicago, 1903.
- CUGNAC (A. DE). — Observations sur quelques pélories de *Viola*

- hirta* L. (*Bull. Soc. bot. de France*, 1927, 74, p. 869-886).
- DALLA TORRE (C. G. DE) et HARMS (H.). — *Genera siphonogamarum*, Leipzig, 1900-1907, p. 326.
- DELPINO (F.). — *Teoria generale della fillotassia (Atti d. reale Univ. di Genova*, 1883, 4, 2).
- DUCHARTRE (P. E.). — Observations sur l'organogénie de la fleur et en particulier de l'ovaire chez les plantes à placenta central libre (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 1844, 3^e série, 2, p. 279).
- EAMES (A. J.). — The vascular anatomy of the flower (*Ann. of Bot.*, 1931, 18).
- EICHLER (A. W.). — *Blüthendiagramme*. Leipzig, 1875-1878.
- EMBERGER (L.). — *Eléments de morphologie florale*. Paris, 1931.
- Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants. Paris, 1944.
- ENDLICHER (S. L.). — *Genera plantarum*. Wien, 1836-1850.
- ENGLER (A.). — *Bot. Jahr.*, 1902, 33, p. 132.
- FOSTER (A. S.). — Salient features of the problem of bud-scale morphology (*Biol. Rev.*, 1928, 3, 2, p. 123-164).
- Leaf differentiation in Angiosperms (*Bot. Rev.*, 1936, 2, p. 349-372).
- GAUDICHAUD (C.). — *Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux*, Paris 1841.
- GERBAULT (E. L.). — Observations sur quelques pélories de la Violette (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1908-1909, 6^e série, 3, 2, p. 63).
- Un cas de prolifération florale axillaire chez la Violette (*Bull. Soc. Agric. Sc. et Arts de la Sarthe*, 1911, 43).
- Note sur un *Viola Lloydii* Jordan partiellement anormal (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1916, 6^e série, 9, p. 191-225).
- GINGINS (F. DE). — Mémoire sur la famille des Violacées (*Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, 1823, 2, 1, p. 1-28).
- GLUCK (H.). — *Die stipulargebilde der Monocotylen (Verhandl. des Naturhist. Medizins, Heidelberg*, 1901).
- Blatt und Blüten morphologische Studien. Iena, 1919.
- GOEBEL (K. VON). — *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane*. Breslau, 1884.
- Zur Entwicklungsgeschichte der unterständigen Fruchtknoten (*Bot. Ztg.*, 1886).
- Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien (*Biol. Centralbl.*, 1904, 24, p. 673).
- Chasmogame und kleistogame Blüten bei *Viola* (*Flora*, 1905, 95, p. 234-238).
- Organisation der Pflanzen, 3^e éd., III, Iéna, 1933.
- GOETHE (J. W. VON). — Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, Gotha, 1790.

- Zur Naturwissenschaft überhaupt besonders zur Morphologie. Stuttgart und Tübingen, 1817-1824.
- GRÉGOIRE (V.). — La Morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I, le carpelle (*La Cellule*, 1938, 47, 3, 287-452).
- GRELOT (P.). — Recherches sur le système libéro-ligneux floral des Gamopétales bicarpellées (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 1898, 8^e série, 5, p. 1-154).
- HAGERUP (O.). — On the origin of some Angiosperms through the Gnetales and the Coniferae (*Detkgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Medd.*, 1938).
- HOOKE (J. D.). — On *Welwitschia*, a new genus of Gnétacées (*Trans. Linn. Soc. London*, 1864, 24, p. 29).
- HOUARD (C.). — Modifications histologiques produites par des Copium dans les fleurs des *Teucrium* (*Marcellia, Riv. int. di Cecidologia*, 1906, 5, p. 83-101).
- HUISGEN (F.). — Untersuchungen über die Entwicklung der Placenten. Inaug. Dissert., Bonn, 1873.
- JUNG (J.). — Isagoge phytoscopica, Hambourg, 1678.
- KAUSSMANN (B.). — Vergleichende Untersuchungen über die Blatt-natur der Kelch-, Blumen- und Staubblätter (*Botanisches Archiv.*, 1941, 42, 4).
- KIRSCHLEGER (Fr.). — Teratologische Notizen (*Flora*, 1844, 27, p. 729).
- KRAEMER (H.). — *Viola tricolor* L. in morphologischer anatomischer und biologischer Beziehung. Inaug. Dissert. Marburg, 1897.
- LANGERON (M.). — Précis de microscopie, 6^e éd., Paris, 1942.
- LECLERC DU SABLON. — Recherches sur les fleurs cléistogames. (*Rev. gén. de Bot.*, 1900, 12).
- LE MAOUT (E.) et DECAISNE (J.). — Traité général de Botanique. Paris, 1868.
- LIGNIER (O.). — Equisétales et Sphénophyllales. Leur origine filicinéenne commune (*Bull. Soc. Linn. Normandie*, 1903, 5^e série, 7, p. 93).
- Essai sur l'évolution morphologique du règne végétal. (*Ibid.*, 1909, 6^e série, 3, 2, p. 37).
- LIGNIER (O.) et TISON (A.). — Les Gnétales, leurs fleurs et leur position systématique (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 1912, 9^e série, 16, p. 55).
- LINNÉ (C.). — De prolepsi plantarum (*Amaen. Acad.*, 1763, 6, p. 365).
- MASSALONGO (C.). — Nuove spigolature teratologica, II. (*Bull. Soc. bot. Ital.*, 1902, p. 134).
- MASSART (J.). — Eléments de Biologie générale et de Botanique. Bruxelles, 1921.
- MASTERS (M. T.). — *Garden Chronicle*, 1866, p. 897.
- Vegetable teratology. London, 1869.

- MELCHIOR (H.). — Violaceae (in ENGLER, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2^e éd., 1925, 21, p. 329).
- MEYER (F. J.). — Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystems der vegetativen Organe von *Viola tricolor*, var. *arvensis*. Inaug. Dissert., Marburg, 1915.
- MOQUIN-TANDON (A.). — *Eléments de tératologie végétale*. Paris, 1841.
- NEWMANN (I. V.). — *Studies in Australian Acacias*.
II. (*Journ. Linn. Soc. Bot.*, 1933, 49, p. 145).
III. (*Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 1934, 59, p. 237).
IV. (*Ibid.*, 1936, 61, p. 56).
- PASQUALE (F.). — Sopra alcune mostruosità del fiore della *Viola odorata* e della *V. silvestris* ecc. (*Rend. R. Acad. Sc. Napoli*, 16, 1877).
- PAX (F.). — *Allgemeine Morphologie der Pflanzen*. Stuttgart, 1890.
- PAYER (J. B.). — *Sur la nervation des feuilles dans les plantes dicotylées*. Thèse, Paris, 1841.
— *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, 2 vol., Paris, 1857.
- PÉCHOUTRE (F.). — *Biologie florale. Encyclopédie scientifique*, Paris, 1909.
- PENZIG (O.). — *Pflanzen teratologie*. Berlin, 1921-1922.
- PEYRITSCH (J.). — *Zur Teratologie der Ovula*. Wien, 1876.
- POTONIÉ (H.). — Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Pericaulom Theorie. Iéna, 1903.
- REICHE (K.) et TAUBERT (P.). — Violaceae (in ENGLER et PRANTL: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1^{re} éd., 1895, 3, 6, p. 322).
- ROLFS (P. H.). — Variation from the normal (*Asa Gray Bull.*, 1900, 8, p. 75).
- SACHS (J.). — *Traité de Botanique*, trad. VAN TIEGHEM. Paris, 1874.
- SAINT-HILAIRE (A. DE). — *Leçons de Botanique comprenant principalement la Morphologie végétale*. Paris, 1841.
- SAUNDERS (E. R.). — Carpel polymorphism, I. (*Ann. of Bot.*, 1925, 39, p. 123-167).
— On carpel polymorphism, II (*Ibid.*, 1927, 41, p. 620).
- SCHLEIDEN (M. J.). — *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*, 3^e éd., 1849, p. 337.
- SCHMIDT (A.). — Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.*, 1924, 8.
- SCOTT (D. H.). — *Studies in fossil Botany*, 3^e éd. London, 1920-1923.
- SEWARD (A. C.). — *Plant life through the ages*. Cambridge, 1931.
- SINNOT (E. A. W.). — The morphology of the reproductive structures in the Podocarpaceae. (*Ann. of Bot.*, 1913, 27, p. 39).
- SPROTTE (K.). — Untersuchungen über Wachstum und Nervatur der Fruchtblättern (*Bot. Arch.*, 1940, 40).
- STRASBURGER (E.). — *Die Coniferen und die Gnetaceen*. Iéna, 1872.

- THOMAS (H. H.). — The early evolution of the Angiosperms (*Ann. of Bot.*, 1931, 45, p. 647).
- The natur and the origin of stigma (*New Phytol.*, 1934, 33, p. 173).
- THOMPSON (Mc LEAN). — Studies in advancing sterility.
- VI. The theory of Scitaminean flowering. University of Liverpool, 1933.
- VII. The state of flowering known as Angiospermy. *Ibid.*, 1934.
- On the floral morphology of *Elettaria cardamomum* Maton. *Ibid.*, 1936.
- On the place of ontogeny in floral enquiry. *Ibid.*, 1937.
- TILLSON (A. H.) et BAMFORD (R.). — The floral anatomy of the Aurantioideae (*Amer. Journ. of Bot.*, 1938, 25, 10, p. 760-793).
- TIEGHEM (Ph. VAN). — Recherches sur l'anatomie comparée de la fleur (*Mém. Acad. Sc. Paris*, 1868-1871).
- Anatomie de la fleur femelle et du fruit des Cycadées, des Conifères et des Gnétacées (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 1869, 5^e série, 10).
- Traité de Botanique, 2^e éd., 2 vol., Paris, 1891.
- TRECUL (A.). — De la théorie carpellaire d'après les Amygdalées (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 1873, 77, p. 549).
- De la théorie carpellaire d'après des *Viola*, principalement d'après le *Viola tricolor hortensis* (*C. R. Acad. Sc. Paris*, 1875, 80, p. 221).
- TREUB (M.). — Recherches sur les Cycadées (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 1882, 6^e série, 12, p. 212).
- TREVIRANUS (C. L.). — Physiologie der Gewächse, 2 vol., Bonn, 1835-1838.
- TROLL (W.). — Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin, 1928.
- Morphologie der schildformigen Blätter. (*Planta*, 1932, 17).
- Die morphologische Natur der Karpelle (*Chronica Botanica*, 1939, 5, 1, p. 38).
- Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1, 8 vol., Berlin, 1937-1942.
- VELENOVSKY (J.). — Vergleichende Morphologie der Pflanzen, 4 vol., Prag., 1905-1913).
- VIDAL (P.). — Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales. Thèse, Paris, Grenoble, 1900.
- VUILLEMIN (P.). — Les anomalies végétales, leurs causes biologiques. Paris, 1926.
- Le placenta, sa nature ligulaire (*Bull. Soc. bot. de France*, 1915, 62, p. 42).

WARMING (E.). — Recherches sur la ramification des Phanérogames (*Vidensk. Selokabs. Skrifter*, 1872, 5^e série, 10).

— De l'ovule (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 1878, 6^e série, 5).

WETTSTEIN (R. VON). — Handbuch der systematischen Botanik, 4^e éd., Leipzig, 1933-1935.

WIGAND (A.). — Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanzen. Leipzig, 1846.

WOLFF (K. F.). — Theoria generationis. Halle, 1759.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	3
--------------------	---

PREMIÈRE PARTIE

Historique

CHAPITRE I. — Le problème de la fleur.....	7
§ 1. La théorie classique	8
§ 2. L'interprétation du gynécée.....	17
§ 3. Les conceptions unitaires de la tige et de la feuille	20
§ 4. Les négateurs de la théorie de la métamorphose.....	22
CHAPITRE II. — La fleur des Violacées	27

DEUXIÈME PARTIE

Recherches personnelles

CHAPITRE I. — Morphologie et anatomie comparées de la fleur des Violacées.....	33
§ 1. Matériel et technique	33
§ 2. Généralités sur la fleur des Violacées	37
§ 3. Description morphologique et anatomique de la fleur des Violacées	43
§ 4. Conclusions de l'étude de morphologie et d'anatomie comparées ..	101
CHAPITRE II. — Organogénèse de la fleur	121
§ 1. Matériel et technique	121
§ 2. Développement de la fleur de <i>Viola tricolor</i>	123
§ 3. Conclusions de l'étude ontogénique	146
CHAPITRE III. — Comparaison morphologique et anatomique de l'appareil reproducteur et de l'appareil végétatif dans le genre <i>Viola</i>	159
§ 1. La feuille végétative des <i>Viola</i>	160
§ 2. Ecailles pérulaires et préfeuilles trilobées	169
§ 3. Préfeuilles et bractéoles entières	173
§ 4. Cotylédons	178
§ 5. Pièces florales.....	180
CHAPITRE IV. — Tératologie	191
§ 1. Les pélories et la symétrie fondamentale de la fleur	192
§ 2. Les pélories et la virescence dans leurs rapports avec la valeur morphologique des pièces florales	195

CHAPITRE V. — Recherches expérimentales sur le développement de la fleur	211
§ 1. Matériel et technique	211
§ 2. Principe des expériences	212
§ 3. Expériences préliminaires	213
§ 4. Etude qualitative du développement après ablation des différentes régions du gynécée	215
§ 5. Expériences complémentaires	221
§ 6. Etude quantitative du développement	223
§ 7. Croissance résiduelle pédonculaire	227
§ 8. Conclusion de l'étude expérimentale	229

TROISIÈME PARTIE

Conclusions générales

§ 1. Valeur générale de la fleur	235
§ 2. Valeur spéciale des pièces florales	241
§ 3. Rôle de l'axe dans la constitution de la fleur	247
§ 4. L'évolution de la morphologie florale des Violacées	250
§ 5. Le centre organisateur	252
BIBLIOGRAPHIE	253
TABLE DES MATIÈRES	261

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

ZOOLOGIE. — **Les parasites des Violettes.**

GÉOLOGIE. — **Les Bactéries fossiles.**

VU ET APPROUVÉ :

Dijon, le 7 mai 1945.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

P. BUGNON.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Dijon, le 7 mai 1945.

Le Recteur de l'Académie de Dijon,

G. DAUX.

